

Julius-Maximilians-Universität Würzburg

Visuelle Navigationsleistungen von Ratten in virtuellen Umgebungen

DIPLOMARBEIT

am Lehrstuhl für Kognitive Neurowissenschaft
der Eberhard Karls Universität Tübingen

vorgelegt von Thomas Ullrich

aus Mömbris

im April 2008

Julius-Maximilians-Universität Würzburg

Visuelle Navigationsleistungen von Ratten in virtuellen Umgebungen

DIPLOMARBEIT

vorgelegt von Thomas Ullrich

aus Mömbris

im April 2008

Betreuer der Arbeit:

Prof. Dr. Hanspeter A. Mallot

Koreferent:

Prof. Dr. Martin Heisenberg

Zusammenfassung

Der Einsatz von virtueller Realität für Verhaltensexperimente, die sich Navigations- und Orientierungsleistungen widmen, ist für menschliche Probanden gut erprobt. An Tieren wurden in simulierten Umgebungen bislang hauptsächlich einfache Fragestellungen der Orientierung bearbeitet, wie die Ausrichtung nach Duftstimuli oder nach Schallquellen. In der vorliegenden Arbeit wurde eine Apparatur verwendet, die es ermöglicht, die Navigation von Ratten in einer komplexen visuellen, virtuellen Umgebung zu testen.

Ziel der Versuche war es, zu testen, ob Ratten in der Lage sind, in solch einer virtuellen Umgebung Routen zu lernen. Das Paradigma sah vor, dass die Tiere zunächst lernen sollten, einer Reihe von Säulen zu folgen, wofür sie belohnt wurden. Anschließend sollte durch Verbergen dieser Säulen getestet werden, ob die Tiere auch ohne sichtbare Landmarken dieser vorgegebenen Route folgen könnten.

Zu diesem Test kam es nicht, da die Leistungen der Tiere während des Trainings absanken.

Die Ursachen hierfür sind in der Motivation der Tiere zu suchen:

Nachgewiesen wurde, dass die Art der Belohnungsflüssigkeit keinen Einfluss auf das Verhalten der Tiere hatte. Möglich ist, dass die Veränderung ihrer Bereitschaft zu Exploration einen Einfluss auf die Verhaltensantwort hatte.

Summary

According to the development of computer power virtual reality setups are often used to investigate spatial navigation in humans. Even animals were tested in virtual environments by solving simple tasks like orientation on olfactory or auditive stimuli. In this thesis experiments were made on an apparatus that allows studying the navigation of rats in a complex visual and virtual environment.

The experiments aimed at the question, if rats were able to learn routs in such a virtual environment. Therefore the rats should learn to follow a rout that was marked by a row of columns. By subsequently hiding these columns the rats should be tested, if they could follow the rout without seeing visible landmarks.

These tests were not executed because the performance in the training of the rats declined.

The reasons for that are to locate in the motivation of the animals:

It was demonstrated, that the sort of liquid reward had no influence on the behaviour of the rats. It is possible, that a change in the disposition to explore the environment had some influence on the behavioural response.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
1.1. Die Verwendung virtueller Realität in der Verhaltensforschung	1
1.2. Raumkognition bei Tieren	4
2. Material und Methoden	7
2.1. Versuchsaustattung.....	7
2.1.1. Aufbau der Kugel.....	7
2.1.2. Software.....	9
2.2. Allgemeines Versuchsdesign.....	11
2.3. Versuchstiere.....	12
2.4. Datenauswertung.....	13
3. Experimente.....	15
3.1. Leere Umgebung (Versuch 1).....	15
3.2. Säulentraining.....	18
3.2.1. Training im Säulenfeld (Versuch 2).....	18
3.2.2. Training auf einzelne Säulen (Versuch 3).....	22
3.2.3. Säulenfeld Teil 2 (Versuch 4)	25
3.3. Training zum Routenlernen (Versuch 5)	27
3.4. Belohnungstest (Versuch 6)	30
3.5. Versuchsübergreifende Auswertung.....	35
3.5.1. Die Vorzugsrichtung.....	35
3.5.2. Säulentraining (Versuche 2 bis 4)	39

3.5.3. Routenläufe (Versuche 5 und 6).....	42
4. Diskussion.....	45
4.1. Sensorik und sensorische Information.....	45
4.2. Motorik und Verhaltensantwort.....	47
4.3. Motivation	49
4.4. Schlussfolgerung	52
5. Literaturverzeichnis.....	53

Anhang

- A. Beispiel für Laufspuren
- B. Polarhistogramme
- C. Verteilungsplots
- D. Daten-CD

1. Einleitung

1.1. Die Verwendung virtueller Realität in der Verhaltensforschung

Der Einsatz virtueller Realität (VR) für kognitionswissenschaftlichen Studien hat mit der fortschreitenden Leistungssteigerung der Computergrafik in den letzten Jahrzehnten stark zugenommen und ist mittlerweile als Methode gut etabliert. Die VR bietet gegenüber herkömmlichen Versuchsmethoden erhebliche Vorteile:

In virtuellen Umgebungen können verschiedene visuelle Sinnesqualitäten voneinander entkoppelt werden. Dies ermöglicht neue, in der realen Welt nicht durchführbare Dissoziationsparadigmen. Warren et al. (2001) ließ beispielsweise Versuchspersonen in Räumen navigieren, in denen verschiedene visuelle Informationsinhalte unabhängig voneinander manipuliert wurden, so dass die Eigenbewegungsinformation durch optischen Fluss und die der Landmarkenkonfiguration der virtuellen Welt im Widerspruch zueinander standen. Aus dem Verhalten der Versuchspersonen während der Navigationsaufgabe in einer virtuellen Umgebung, in der beide Sinnesqualitäten entkoppelt waren, konnten die Autoren schließen, welche Rolle optische Flussinformation bei Navigationsaufgaben für Menschen spielt.

Neben der Möglichkeit, artifizielle Stimuli herzustellen, liegt ein weiterer wichtiger Vorteil von VR darin, dass durch ihren Einsatz räumliche Beschränkungen überwunden werden können, wie sie in Kernspintomographen oder bei ähnlichen Versuchsmethoden vorherrschen. In der Neuropsychologie konnten so zum Beispiel erstmals fMRI-Scans an Personen erstellt werden, die räumliche Orientierungsaufgaben lösten (Janzen & v Turenhout, 2004).

Die genannten Vorteile machen VR auch für den Einsatz in Untersuchungen mit Tieren interessant. Ähnlich wie bei den oben genannten humanpsychologischen Untersuchungen wird die gute Handhabbarkeit und Manipulierbarkeit komplexer Stimuli durch Touchscreens und Projektionsschirme auch in Tierversuchen eingesetzt. Sehr früh etablierten sich derartige Methoden daher bei der Erforschung des visuellen Cortex von Primaten (z B: Logothetis et al, 1995).

Aber auch in völlig anderen Tiersystemen werden immer neue Einsatzmöglichkeiten virtueller Methoden erschlossen. Kamil & Bond entwickelten in den 1990er Jahren ein von ihnen als ‚virtuelle Evolution‘ bezeichnetes Versuchsdesign, in dem sie Krähenvögel darauf konditionierten, mit dem Schnabel auf Abbildungen von Motten zu picken, die ihnen auf einem Touchscreen gezeigt wurden. Für die Lösung dieser Aufgabe bekamen die Krähen eine Belohnung. Die virtuellen Motten waren ihrerseits Bestandteil einer virtuellen

Mottenpopulation, deren Flügelzeichnungen in einem genetischen Algorithmus durch Mutation und Rekombination von Generationen zu Generation variierte. Die phänotypischen Ausprägungen der Flügelzeichnungen der Mottenpopulation nach mehreren Generationen ergaben aufschlussreiche Hinweise auf die Selektionsmechanismen, die im Räuber-Beute-System zwischen den Krähen und den Insekten herrschen (vgl. Kamil & Bond, 2001, Bond & Kamil, 2002). Wahrscheinlich am weitesten verbreitet in der Verhaltensforschung an Tieren ist der Einsatz von VR in der Kombination mit einem Laufkompensator. Solche Versuchsapparate haben den Vorteil, das Laufen der Versuchstiere zu ermöglichen, ohne dass sie sich von der Stelle bewegen. Das bedeutet, dass zum einen eine einfache Verhaltensantwort beobachtet werden kann, zum anderen Manipulationen an den Tieren und der Versuchsumgebung gut durchgeführt werden können. Außerdem erhält man Versuchsarrangements, in denen keine normalen räumlichen Grenzen vorkommen, da die dargestellten virtuellen Räume potenziell unendliche Ausdehnung haben.

Solche Apparate finden schon seit längerer Zeit Verwendung, beispielsweise zur Untersuchung der Orientierung an Geruchsreizen von Bienen (Kramer 1976), der optomotorischen Antwort von *Drosophila* (Buchner 1976) oder der visuellen Orientierung von Wasserläufern (Dahmen 1980). Um allerdings Ergebnisse aus VR-Experimenten in reale Bedingungen übertragen zu können, muss belegt werden, inwiefern die Tiere die ihnen dargebotene künstliche Umgebung als real wahrnehmen. Dieses Problem ist zwar in gewissem Maß mit jedem Verhaltensexperiment in einer nicht natürlichen Umgebung verbunden, spielt aber bei Versuchen, bei denen sich Tiere in Bezug auf diese künstliche Umgebung verhalten, eine besonders wichtige Rolle.

Die zwei Größen, die für VR-Experimente mit Menschen diesen Sachverhalt beschreiben, werden *Immersion* und *Präsenz* genannt (Sanchez-Vives & Slater, 2006).

Die Immersion ist eine Eigenschaft des VR-Systems und beschreibt, wie gut es geeignet ist, das Eintauchen eines Probanden in die virtuelle Welt zu ermöglichen. Sie hängt beispielsweise ab von der Anzahl der Sinnesmodalitäten, die von dem System angesprochen werden, von der Größe des Sichtfeldes oder von der Reaktionszeit, die das System benötigt, um auf das Verhalten des Probanden zu reagieren. Im Gegensatz dazu beschreibt die Präsenz die Reaktion eines Menschen auf ein solches System. Sie beschreibt das Gefühl der Versuchspersonen, sich eher in der virtuellen Welt zu befinden als in der Wirklichkeit.

Beim Menschen ist die Präsenz in einer Simulation vergleichsweise gut zu messen. In der Regel werden hier Tests mit Fragebögen eingesetzt, um den Grad der Präsenz festzustellen.

Außerdem können physiologische Reaktionen, wie Hautleitfähigkeit und Herzrate Aufschluss geben, während die Versuchspersonen sich virtuellen, emotional erregenden Situationen aussetzen, beispielweise Angstpatienten ihren phobischen Stimuli (Krijn et al. 2004, Pertaub et al. 2002). Und schließlich können auch aus dem Verhalten der Personen Schlussfolgerungen auf die Präsenz gezogen werden: Zum einen kann das Verhalten in der simulierten Umgebung mit dem Verhalten in der Realität verglichen werden, wenn eine spezifische Verhaltensantwort auf eine vorgeführte Situation möglich ist. Beispiele hierfür sind das Ausweichen vor entgegenkommenden Objekten oder der Einfluss der Simulation einer Autofahrt auf die Körperhaltung. Andererseits kann auch untersucht werden, wie Personen auf Situationen reagieren, in denen sie mit der Künstlichkeit der sie umgebenden Welt konfrontiert werden, beispielweise, wenn sie gegen reale Objekte stoßen, die in der virtuellen Welt nicht vorkommen (Slater & Steed 2000). Bei der Verwendung von VR für Tierexperimente ist die Ermittlung dieser beiden Größen zur Evaluierung der Methode allerdings stark limitiert: Tiere füllen keine Fragebögen aus, und es ist schwer, ein Versuchsdesign zu generieren, das zum einen physiologisch messbare Reaktionen erzeugt, aber zum anderen hinreichend abstrakt ist, um erst durch eine Interpretation der virtuellen Umgebung als reale Welt eine solche Reaktion hervorzurufen. Präsenz ist in Tierversuchen folglich nur schwer, nämlich durch den Vergleich des Verhaltens in der VR mit dem Verhalten unter realen Bedingungen zu untersuchen.

Für viele Versuche mit Tieren in VR ist die Präsenz der Tiere aber auch nicht substantiell.

Virtuelle visuelle Setups werden beispielsweise verwendet, um das visuelle Gedächtnis (Gaffan & Eacott 1995) und Objektdiskriminierung (Simpson & Gaffan 1999) von Ratten zu untersuchen oder die visuelle Orientierung von Fledermäusen zu erforschen (Winter et al. 2005). Für die Erforschung höherer Navigationsleistungen ist es dagegen von Bedeutung, ob ein Tier vor Bildschirmen läuft, die Bilder zeigen, oder ob es sich durch einen virtuellen Raum bewegt. Nur im letzten Fall lassen sich stichhaltige Aussagen über die Navigation der Tiere treffen. Aufgrund der oben genannten Probleme für die Erkundung der Präsenz eines Tiers in einem VR-Setup bleibt lediglich ein Ringschluss übrig: Verhalten, das sich als gute Navigationsleistung in der virtuellen Umgebung interpretieren lässt ist ein Indiz dafür, dass es sich wirklich um eine Navigationsleistung handelt. Die Motivation der in dieser Arbeit beschriebenen Versuche war es daher, anhand von Verhaltensexperimenten zur Navigationsleistung von Ratten in einem VR-Paradigma nicht nur das Verhalten der Tier zu beschreiben, sondern auch Informationen über die Präsenz der Versuchstiere in der virtuellen Umgebung zu gewinnen.

1.2 Raumkognition bei Tieren

Trullier et al. (1996) unterscheiden Navigationsleistungen von Tieren nach dem Grad der kognitiven Kapazitäten, die zur Ausführung der jeweiligen Leistung notwendig sind und schlagen hierzu folgende hierarchische Gliederung vor (siehe Abb. 1.1):

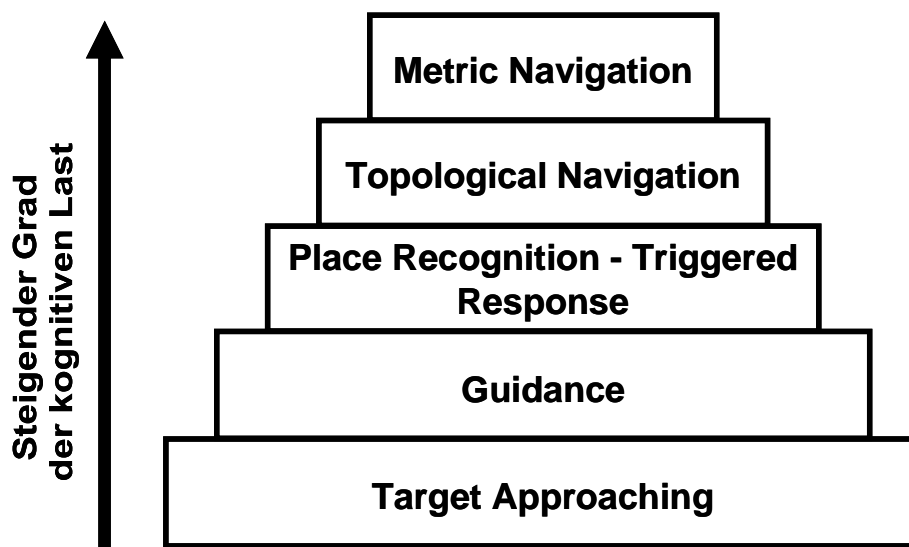


Abb. 1.1: Hierarchie der Navigationsstrategien nach Trullier et al. 1996

Target Approaching bezeichnet hierbei die grundlegende Fähigkeit, sich einem Objekt zu nähern. Dies ist durch eine einfache Reiz-Reaktions-Verknüpfung möglich und wird von Trullier et al. noch nicht zu den Navigationsstrategien gerechnet; nichts desto trotz ist diese Fähigkeit für alle Navigationsstrategien elementar. *Target Approaching* ist nur bei direkt wahrnehmbaren Zielen anwendbar und benötigt keine Speicherung räumlicher Information.

Hierzu zählt auch die Verwendung einer einzelnen Landmarke, die das Ziel konkret angibt.

Guidance bedeutet, anhand verfügbarer Landmarken, die im Kontext des Zielortes stehen, das Ziel zu finden. *Place Recognition – Triggered Response* ist die Fähigkeit, aus der Bekanntheit eines Platzes eine zielführende Reaktion folgern zu können. Hierbei ist es nicht notwendig, weitere Schritte der Navigation zu antizipieren. Ein Platz im Sinne dieser Strategie kann durch verschiedene Eigenschaften charakterisiert werden, beispielsweise durch ein bestimmtes räumliches Verhältnis von Landmarken. Er muss lediglich aufgrund einer perzeptionellen Ähnlichkeit erkannt werden und zu einer einheitlichen Ausrichtung führen.

Topological Navigation bedeutet eine Orientierung anhand einer kognitiven Karte, die bekannte Orte in ihrem topologischen Verhältnis zueinander abspeichert und somit die Verwendung von Routen ermöglicht, die nur aus Teilstrecken zuvor gelernter Routen bestehen. Grundlegend für diese Strategie ist eine Stimulus-Reaktions-Stimulus-

Verknüpfung, nämlich die erforderliche Antizipation eines Ortes, der angesteuert wird und nicht mit dem Ziel identisch ist. *Metric Navigation* schließlich ist in dieser Gliederung die höchste Stufe der Navigationsstrategien. Sie benötigt eine Speicherung von Orten im Raum, die zusätzlich zu einer topologischen Ordnung auch definierte metrische Verhältnisse zwischen den gespeicherten Orten enthält. Ermöglicht wird so die Antizipation von neuen, bislang unbekanntem Teilstrecken zwischen bekannten Orten, die beispielsweise eine Abkürzung darstellen. Die Frage, ob gerade diese ‚höchste‘ Stufe der Navigationsleistungen nur bei Primaten verwirklicht ist, ist unter Kognitionswissenschaftlern umstritten (Gould 1986, Bennett 1996, Tolman 1948).

Um solche Fragen zu untersuchen, bieten sich der Raumkognition vielerlei Versuchsparadigmen an: Beispiele für solche Aufgaben sind das Auffinden der verborgenen Plattform im Morris-Water-Maze (Morris 1981) oder die Suche nach Futter im Radial-Arm-Maze (Olton & Samuelson 1976).

Neue Möglichkeiten wurden mit der Entwicklung eines VR-Systems für Tierversuche am Lehrstuhl für Kognitive Neurowissenschaft der Universität Tübingen entworfen. Dieses Gerät - die sogenannte Rattenkugel - ermöglicht automatisierte Versuchsabläufe inklusive Datenaufnahme. Es handelt sich um einen Apparat, in dem Nagetieren eine virtuelle Umgebung visuell dargeboten werden kann, die den größten Teil der vertikalen und die vollständige horizontale Ausdehnung ihres Sichtfeldes bedeckt, und in dem sie ihre Laufrichtung frei wählen können.

In den ersten Versuchen auf der Rattenkugel wurden die Ratten unter Belohnung darauf trainiert, Objekte („Säulen“) in der virtuellen Welt anzulaufen (Hölscher et al. 2005, Regler 2006, Schnee (unveröffentlicht)). Bei Hölscher et al. (2005) wurden die Ratten in einer virtuellen Umgebung getestet, die ähnlich wie in Versuch 2 der vorliegenden Arbeit in alle Richtungen eine fortlaufende Anzahl von Säulen bot. Die Tiere lernten, diese simulierten Objekte zunehmend effizienter anzulaufen. In der Diplomarbeit von Regler (2006) wurden Diskriminierungsversuche zwischen Säulen unterschiedlicher Helligkeit durchgeführt, die die Tiere von ihrem Startpunkt aus erkennen konnten. Auch weitere Diskriminierungsversuche auf Form und Muster der virtuellen Objekte von Schnee (unveröffentlicht) zeigten den Ratten Ziele, die in ihrem Blickfeld lagen. Diese Leistungen sind nach dem Schema von Trullier et al. in die Ebene des target approaching einzuordnen, da die Tiere während der gesamten Annäherungsphase ihr Zielobjekt im Blickfeld hatten.

Diese lokalen Navigationsaufgaben lernten die Ratten schnell und sicher.

In der vorliegenden Arbeit sollten nun in dem VR-System Versuche ausgeführt werden, die das Erlernen einfacher Routen testen sollte. In der simulierten Umgebung sollten Ratten einer Sequenz von Säulen folgen, die aus sieben geraden Teilstrecken bestand, welche zueinander in Winkeln zu 40° oder 80° ausgelenkt waren (vgl. Abb. 3.3.1). Folgten die Tiere mit guter Genauigkeit der Wegstrecke, so sollte die Anzahl der Säulen schrittweise verringert werden. Dadurch sollten die Tiere ihre Zielobjekte nicht mehr sehen können, sondern müssten aus ihrer gegenwärtigen Position die Richtung des nächsten Ziels unter Zuhilfenahme ihres räumlichen Gedächtnisses rekonstruieren. Dieser Versuch erforderte, besonders wegen der Verwendung junger, naiver Ratten, ein längeres Vortraining, das in folgende Schritte gegliedert war:

- a) Gewöhnung der Ratten an das VR-System
- b) Konditionierung der Ratten auf Säulentreffer
- c) Training auf einzelne Säulen
- d) Training auf Säulenparcours
- e) Routentest

Sollten die Ratten lernen, diesen Routen zu folgen, so wäre dies ein Indiz für eine Navigationsleistung, die aufgrund der Richtungsbestimmung in Folge einer Ortserinnerung nach der Hierarchie von Trullier et al. im Bereich *Topological Navigation* rangierte.

2. Material und Methoden

2.1. Versuchsausstattung

2.1.1 Aufbau der Rattenkugel

Für die Versuche wurde ein Apparat verwendet, mit dem das Verhalten von Ratten in virtuellen Umgebungen automatisiert getestet werden kann. Dieser Apparat, die "Rattenkugel" (siehe Abb. 2.1), wurde am Lehrstuhl für Kognitive Neurowissenschaft der Universität Tübingen entwickelt. Ihre Bestandteile lassen sich in folgende Untereinheiten gliedern:

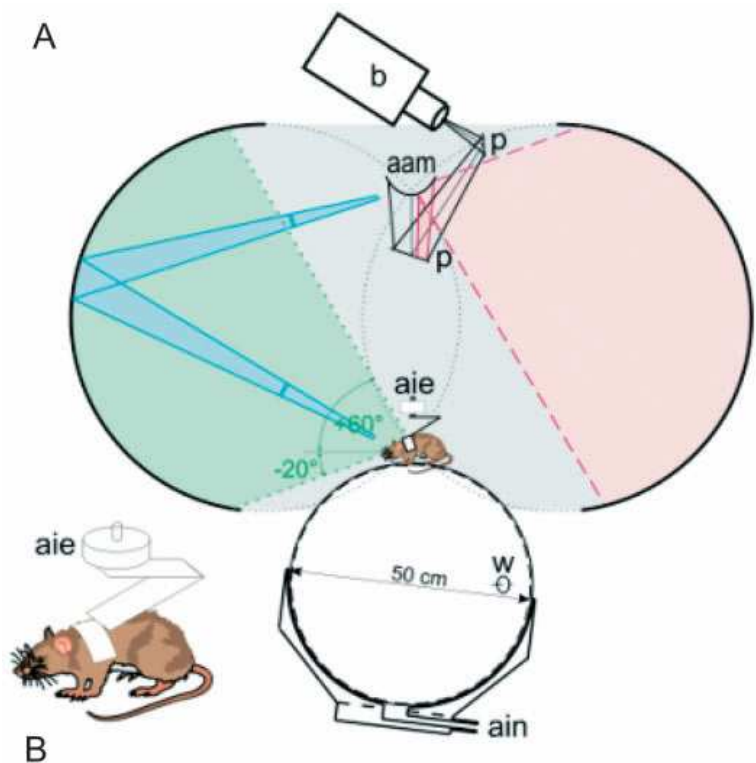


Abbildung 2.1: Schema der Rattenkugel

A) Aufbau des Kugelapparats
 b: Videoprojektor, p: Projektionsstrahl,
 aam: hyperbolischer Spiegel,
 aie: Befestigung des Versuchstiers,
 W: Styropor-Laufkugel
 ain: Drucklufteinlass

B) Befestigung des Versuchstiers

Abbildung entnommen aus Hölscher et al. 2005

Der Laufkompensator:

Der Laufkompensator ermöglicht die Verhaltensantwort des Versuchstiers sowie deren Messung. Das Tier steht auf einer Hohlkugel aus Styropor mit einem Durchmesser von 50cm, deren Oberfläche mit einem feinen Punktmuster versehen ist, um die Bewegungskennung der Kugel durch optische Sensoren zu ermöglichen. Die Styroporkugel ruht in einer Schale aus Aluminium, deren halbkugelige Innenfläche an die Größe der Kugel angepasst ist. Am Boden der Schale befindet sich eine Öffnung, durch die bei Benutzung Pressluft einströmt, die die Kugel zum Schweben bringt. Um unerwünschte Rotationen um die Vertikalachse der Kugel zu verhindern, wurde der obere Rand der Schale um etwa 7° gegenüber der Horizontalebene geneigt. Dadurch läuft die Kugel im Betrieb stets leicht auf zwei verstellbare Rädchen aus

Metall auf, die im rechten Winkel zueinander an der Oberkante der Schale angebracht sind. Die Rotation der Kugel wird über zwei optische Sensoren erfasst, wie sie in optischen Computermäusen verwendet werden. Diese Sensoren sind in einem Winkel von 90° zueinander in der Äquatorialebene der Kugel angebracht. Die Tiere selbst werden für die Dauer des Versuchs mit Lederjacken bekleidet, die wiederum mit einem Klettverschluss an einem leichten Metallbügel mit einem Gelenk befestigt werden kann (siehe Abb. 2.2). Der Metallbügel ermöglicht die Bewegungen des Schulter- und Beckengürtels des Tiers, die beim Laufen entstehen. Er wird während des Versuchs von einem Magneten gehalten, der sich über



Abb. 2.2: Ratte auf der Kugel

Ratte in der Lederjacke, über den Metallbügel mit der Apparatur verbunden

dem Zenit der Kugel befindet. Laufbewegungen des Tiers führen zu einer Rotation der Kugel, die von den optischen Sensoren detektiert wird. Ein kugelgelagerter Winkelmesser an der Magnethalterung gewährleistet, dass sich das Tier vertikal frei drehen kann und zeichnet gleichzeitig die momentane Ausrichtung des Tieres auf.

Das Projektionssystem:

Das Projektionssystem stellt dem Versuchstier die virtuelle Welt visuell erkennbar dar. Es besteht aus einem handelsüblichen Videoprojektor (Liesegang dvd 1800), dessen Projektionsbild über ein Spiegelsystem, das aus zwei ebenen und einem hyperbolischen Spiegel besteht, auf die Projektionsfläche geleitet wird. Die torusförmige Projektionsfläche mit einem Durchmesser von 1,4 m besteht aus vernähtem weißen Stoff und hängt an einer Seilkonstruktion; somit kann sie für die Versuche heruntergelassen werden und ist beim Einhängen des Versuchstiers nicht im Weg. Die Darstellung in der Horizontalen ermöglicht mit 360° eine volle Rundumsicht und bedeckt in der Vertikalen einen Winkel von 20° unter der horizontalen Ebene bis 60° darüber.

Das Belohnungssystem

Das automatisierte Belohnungssystem besteht aus einem Silikonschlauch, der von einem Vorratsgefäß ausgeht und in ein Messingrohr führt, das vor der Schnauze der Ratte endet. Der Durchfluss des Systems wird über ein computergesteuertes Magnetventil geregelt, das auf den Silikonschlauch drückt.

Zusätzliche Hardware

Zur Wiedergabe von akustischen Reizen befinden sich unter der Kugel zwei Lautsprecher. Im Inneren des Projektionsschirms sind außerdem zwei Webcams angebracht, die die aktuelle Beobachtung des Versuchstiers bei heruntergelassener Leinwand ermöglichen. Die Datenaufnahme und die Versuchsteuerung übernimmt ein Pentium-PC mit einer eingebauten APCI 1710 IO-Karte (ADDI-DATA GmbH, Ottersweier) und SuSe Linux 9.3 als Betriebssystem.

2.1.2 Software

Die Elemente der virtuellen Welt wurden mit der 3D-Design-Software MultiGen Creator (MultiGen Paradigm Inc., Version 2.5.1) erstellt. Die Steuerung der Hardware und die Wiedergabe der Echtzeitgraphik erfolgte mit einem eigens entwickelten Programm in C++ unter Verwendung der OpenGL Performer Grafik-Engine (Silicon Graphics, Version 3.1.). Das Programm berechnet die Position der Ratte in der virtuellen Welt in Echtzeit und entwirft daraus das aktuelle Bild der virtuellen Umgebung. Dieses muss für die Projektion auf die Torusfläche verzerrt werden (siehe Abb. 2.3). Mit dem Belohnungssystem kann auf bestimmte, vordefinierte Ereignisse, wie z.B. das Erreichen von Belohnungspunkten oder das Überschreiten vorgegebener Distanzen reagiert werden. Außerdem übernimmt das Programm die Speicherung der gewonnenen Daten im Textformat.

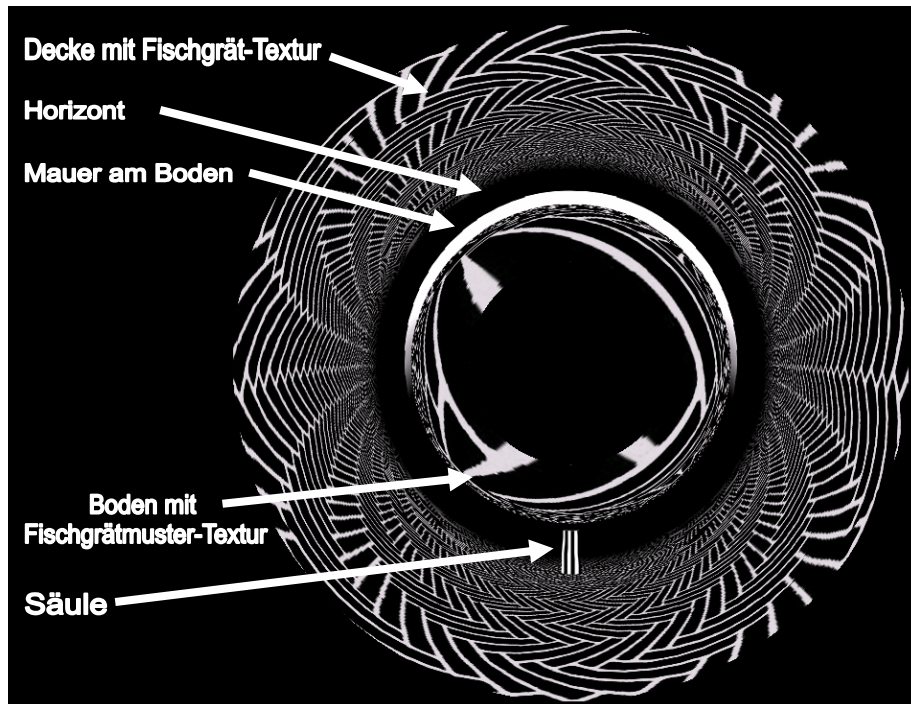


Abb. 2.3) Beispiel für Projektionsbild aus „Training auf einzelne Säulen“ (Versuch 3, siehe Abs. 3.2.2) mit Mauer und Säule



Abb. 2.4: 360° - Ansichten virtueller Umgebungen, Zylinderschnitte: A) Ansicht aus „Säulenfeld-Training“ (Versuch 2, siehe Abs. 3.2.1) mit *flagstone*-Textur auf Boden und Decke (Deckenhöhe 0,5m), vertikal gestreifte Säulen, ohne Nebel B) Ansicht aus „Training auf einzelne Säulen“ (vgl. Abb. 2.3) mit *Fischgrät*-Textur auf Boden und Decke (Deckenhöhe 1,5m), Säule und Mauer, Sichtbeschränkung durch Nebel ab 6m. Die Ansichten besitzen eine Winkelverzerrung gegenüber normalen Ansichten, da hier zylinderförmige 360°-Ansichten geschnitten wurden

2.2 Allgemeines Versuchsdesign

Die verwendeten virtuellen Umgebungen bestanden nur aus wenigen unterschiedlichen Objekten (vgl. Abb. 2.4) In den meisten Versuchen wurde die Sicht von einer Boden- und einer Deckenplatte nach oben und unten begrenzt, deren Abstand - je nach Versuch - 0,5m oder 1,5m betrug. Bedeckt waren sie mit einer Textur, z.B. einer Steinfliesentextur (flagstone) oder einem Fischgrätmuster. Die Ausdehnung dieser Texturen war unendlich, so dass die Boden- und die Deckenplatte außer ihrer Oberflächenstruktur keinerlei Merkmale enthielten, aus der eine x/y-Position abgeleitet werden konnte. Zusätzlich beschränkte ein schwarzer Nebel die Sichtweite in der virtuellen Welt auf 6m, so dass genau zu beschreiben ist, was die Ratten an ihrem Standort sehen konnten. In verschiedenen Experimenten wurden zylinderförmige Säulen als Zielobjekte oder Landmarken eingesetzt. Diese Säulen hatten einen Durchmesser von 50cm und hingen von der Decke bis in einer Höhe von 20cm über dem Boden, so dass für die Ratten keine sensorischen Konflikte zwischen einer optisch vorhandenen, aber taktil nicht erfassbaren Grenzfläche entstanden. Ein vertikales, schwarz-weißes Streifenmuster bedeckte die Säulen.

Wurden die Bedingungen für einen Belohnung erfüllt, so spielte das Programm einen Ton mit spezifischer Tonhöhe (Belohnungston) ab und öffnete das Magnetventil für eine kurze Zeit, in den meisten Versuchen für 100ms. Daraufhin floss eine kleine Menge der Belohnungsflüssigkeit durch den Silikonschlauch in die Messingröhre und bildete an deren Öffnung einen Tropfen von 20 μ l. Dieser wurde dann von den Tieren aufgenommen. Die verwendete Belohnungsflüssigkeit bestand bei allen Versuchen mit Ausnahme des Belohnungstests (Versuch 6, vgl. Abschnitt 3.4) aus einer Saccharoselösung (500g/l in Wasser). Als Saccharose wurde haushaltsüblicher Kristallzucker verwendet. Säulen galten als getroffen und wurden belohnt, wenn die Ratte in eine Entfernung von weniger als 30cm vom Mittelpunkt der Säule geriet und die Säule aktiviert war, d.h. die Ratte nicht kurz zuvor an dieser Säule belohnt worden war.

Da das reflektierte Streulicht der Projektion die Kontraste des projizierten Bildes stark heruntersetzt, musste die Helligkeit der verwendeten Umgebung beschränkt werden, um eine ausreichend sichtbare Wiedergabe der virtuellen Welt zu gewährleisten. Daher waren die Objekte der virtuellen Umgebung nach Möglich in dunklen Farben eingefärbt.

Alle Versuche, außer dem Routentraining (Versuch 5 und Versuch 6, Abschnitt 3.3f), endeten nach 10 Minuten.

2.3 Versuchstiere

Als Versuchstiere wurden männlichen Ratten der Spezies *Rattus norvegicus* (Stamm Long Evans, Charles River Laboratories, Sulzfeld) verwendet. Diese wurden in der Tierhaltung des Lehrstuhls gehalten und mit täglich 20g Maispresslingen sowie Wasser ad lib. versorgt.

Die Käfige der Tiere stehen in einem stetig belüfteten Schrank in einem klimatisierten Zimmer. Luftfeuchtigkeit und Temperatur werden kontrolliert und gesteuert. Die Beleuchtung des Raums ist antizyklisch in 12 Stunden Helligkeit (20-8 Uhr) und 12 Stunden Dunkelheit (8-20 Uhr) aufgeteilt.

Die erste Gruppe von 12 Tieren wurde nach vorhergehenden Versuchen noch am Lehrstuhl gehalten; diese Ratten waren ca. 2 Jahre alt und bereits an die Apparatur gewöhnt. Sieben Tiere dieser Gruppe erkrankten während der Durchführung der Versuche an einer Infektion, die zu Wunden an den Füßen führte. Diese Wunden, die auch mit dem fortgeschrittenen Alter der Tiere zusammenhingen, bildeten sich trotz einiger Wochen Pflege nicht zurück, weswegen die Tiere für die Laufversuche nicht mehr zu verwenden waren. Im August 2007 wurden deswegen neue, junge Ratten im Alter von 6 Wochen beschafft, die schrittweise an den Umgang mit Menschen und die Versuchsbedingungen gewöhnt werden mussten. Zunächst wurde jede Ratte über eine Woche hinweg jeden Tag zweimal für 5 Minuten aus dem Käfig genommen und mit der Handhabung durch einen Menschen vertraut gemacht, in den Wochen darauf wurden die Tiere an das Tragen der Lederjacken gewöhnt, bis sie darauf keine Schreckreaktion („freezing“) mehr zeigten, sondern statt dessen in der Lage waren, in dem hierbei verwendeten Käfig umher zu laufen. Anschließend wurde den Ratten Zuckerwasser in ihren Trinkflaschen und mittels einer Spritze mit aufgesetztem Messingrohr angeboten. Der letzte Schritt war, die Ratten zum Laufen auf Kugel der Apparatur zu bringen. Vor den Versuchen wurde den Tieren für etwa 2 Stunden die Wasserflasche aus dem Käfig genommen, um sie für die Belohnungen empfänglicher zu machen.

2.4 Daten und Datenauswertung

Tabelle 2.1: Ausschnitt aus der Textdatei r689d070911h1037.txt

a)	b)	c)	d)	e)	f)	g)	h)
2.66	0.54	359.11	2.657	0.545	165.146	0	13.382
2.67	0.54	334.35	2.670	0.542	180.703	0	13.468
2.68	0.53	325.21	2.682	0.532	202.324	0	13.554
2.71	0.53	355.78	2.705	0.526	221.484	0	13.641

Die Datenaufzeichnung erfolgte in Form von Textdateien (siehe Tab. 2.1). Aufgezeichnet wurden:

- die globalen Koordinaten X (a) und Y(b) in Metern
- die Laufrichtung der Ratte (c) in Grad, berechnet aus den X/Y - Koordinaten,
- die lokalen Koordinaten Xlocal (d) und Ylocal (e) in Metern, die die Position der Ratte in Bezug auf ein Landschaftselement der virtuellen Umgebung beschreiben (diese Angaben dienten zur Versuchskontrolle und wurden in der Datenauswertung nicht weiter verwendet),
- die Körperausrichtung (f) der Ratte in Grad nach Berechnung des Winkelmessers
- die Bedeutung des Datenpunkts, da außer den X/Y-Koordinaten noch andere Ereignisse aufgezeichnet werden mussten. (0= X/Y, 4=Belohnungsventil offen etc.)
- die Zeit (h) seit Beginn des Versuchs in Sekunden

Die einzelnen Datenpunkte wurden in einem Abstand von ca. 80 msec aufgezeichnet.

Im Dateinamen wurden gespeichert:

- die Tiernummer (hier: Ratte Nr. 689)
- das Datum (hier: 11.09.2007)
- die Uhrzeit des Versuchsbeginns (hier: 10.37 Uhr)

Kamen in dem Versuch Säulen vor, so wurden die Standorte der Säulen in separaten Textdateien (siehe Tab. 2.2) mit der Dateinamensendung .pos abgespeichert. Diese beinhalten die X- (a) und Y- Koordinaten (b) der Säulenmittelpunkte.

Tabelle 2.2: Ausschnitt aus der Textdatei r689d070911h1037.pos

a)	b)
-6.31	-5.39
-6.43	-4.35
-6.43	-1.62
-6.27	-0.57

Die Textdateien wurden mit MATLAB (The MathWorks Inc., Version 7.1.0.246) umgewandelt und ausgewertet.

Für verschiedene Auswertungen wurden geglättete Laufspuren verwendet. Für diese Spuren wurde für alle X- und Y-Koordinaten ein gleitender Durchschnitt aus 100 Datenpunkten berechnet.

Die statistische Auswertung wurde mit Microsoft Excel (t-Test und Anova) durchgeführt. Soweit nicht anders vermerkt, wurde bei Vergleichstests gegen eine zweiseitige Nullhypothese getestet. Für theoretische Hintergründe der Statistik wurde Timischl (2000) verwendet.

3. Experimente

Bis zu Beginn der Versuche wurde in erster Linie nachgewiesen, dass Ratten in der Lage sind, ein in dem Projektionsschirm visuell dargebotenes Ziel anzusteuern, wenn dieses Verhalten belohnt wird (Hölscher et al, 2005). Eine derartige Leistung belegt allerdings zunächst nur, dass die Tiere Stimulus-gesteuertes Orientierungsverhalten in virtuellen Umgebungen zeigen. In der Klassifikation von Truiller et al. (1996) wäre dieses Verhalten unter "Target Approaching" einzuordnen.(vgl. Kapitel1, Abbildung 1.1) Die bisherigen Versuche liefern allerdings noch keine endgültige Aussage darüber, ob die Tiere außerdem die räumlichen Beziehungen der virtuellen Objekte analog zu realen Objekten in einer komplexeren Weise mental repräsentieren, so dass man von einer räumlichen Repräsentation, oder einer „kognitiven Karte“ (Tolman, 1948) sprechen kann. Bei der Planung der im Folgenden beschriebenen Versuche stand die Frage im Vordergrund, ob die Tiere die räumliche Anordnung der virtuellen Gegenstände tatsächlich auf einer kognitiv höheren Ebene repräsentieren. Als Paradigma hierfür wurde eine Routenlernaufgabe gewählt.

Die Ratten sollten zunächst eine einfache Route anhand verschiedener Landmarken erlernen, wobei ihnen während der Lernphase eine hohe Zahl an Landmarken angeboten wurde, die dann schrittweise entfernt wurden. Sollten die Ratten beim Abschreiten der Route die Orte bevorzugt aufsuchen, an denen sich zuvor die visuellen Stimuli befanden, so wäre damit gezeigt, dass die Ratten die Standorte der Säulen tatsächlich mental repräsentierten.

Da diese Versuche mit naiven Tieren durchgeführt wurden, die noch keine Erfahrung mit der Rattenkugel und dem virtuellen Design hatten, mussten sie nach und nach an die einzelnen Elemente des Paradigmas herangeführt werden. Die dazu notwendigen Schritte sind im Folgenden beschrieben.

3.1 Leere Umgebung (Versuch 1)

Vorhergehenden Versuchen zufolge (Hölscher et al., 2005, Regler, 2006, Thiele, pers. Kommunikation) zeigen die meisten Ratten, die über längere Zeit in Versuchen auf der Kugelapparatur eingesetzt wurden, das Bestreben, eine Vorzugsrichtung auszubilden. Die Vorzugsrichtung ist die Tendenz der Ratten, eine bestimmte Laufrichtung zu bevorzugen, die sich nach der realen Laborumgebung richtet anstatt nach der virtuellen Umgebung. Um diese Vorzugsrichtung zu untersuchen, wurde ein Versuchsdesign für die Kugelapparatur entwickelt, in dem den Tieren eine leere virtuelle Umgebung ohne Objekte präsentiert wurde. Die Tiere konnten sich frei in alle Richtungen wenden. Sobald sie sich von ihrem Ausgangspunkt mehr als 5 Meter entfernten, wurden sie belohnt. Der Ort der Belohnung

stellte anschließend den Ausgangspunkt für die nächste zu erreichende Belohnung dar. Die virtuelle Welt bestand aus Boden und Decke mit einer Deckenhöhe von 50cm, die mit einer dunklen Steinfliesentextur bedeckt waren. Durch das Fehlen von Objekten, an denen sich die Ratten orientieren konnten, sollte ihnen die Möglichkeit gegeben werden, ungestört von der VR-Umgebung in eine Richtung zu laufen. Durch die Belohnung sollten die Tiere motiviert werden, gerade Strecken zu laufen, da sie auf diesen die höhere Ausbeute an Belohnungen pro gelaufenem Meter erreichen konnten.

Verwendet wurden in diesem Versuch zunächst die alten Ratten mit Nummern 16 bis 27; da einige von diesen – die Ratten 16, 18 und 24 – wegen Erkrankung für den Versuch nicht mehr verwendet werden konnten, werden sie in der folgenden Auswertung nicht berücksichtigt.

Später wurde dieses Versuchsdesign wieder verwendet, um die neuen, jungen Ratten mit der Apparatur vertraut zu machen. Diese Daten wurden lediglich im Dichteplot des Verlaufs der Vorzugsrichtung (Abschnitt 3.5.1) verwendet.

Ergebnisse:

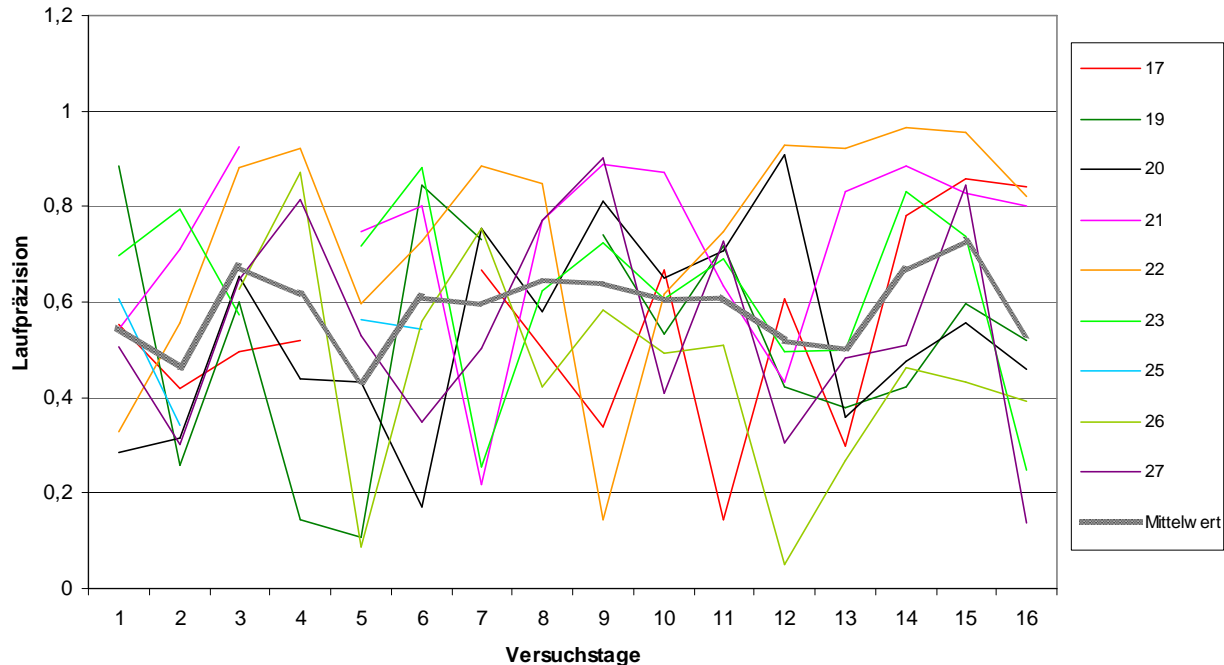


Abb. 3.1: Laufpräzision in Versuch 1

Um die Gradlinigkeit der Trajektorien zu beobachten, wurde für die Läufe der Tiere die Laufpräzision (Abb. 3.1) bestimmt. Diese errechnet sich als Quotient aus dem Abstand zwischen Start- und Zielpunkt des Laufs und der tatsächlich zurückgelegten Strecke.

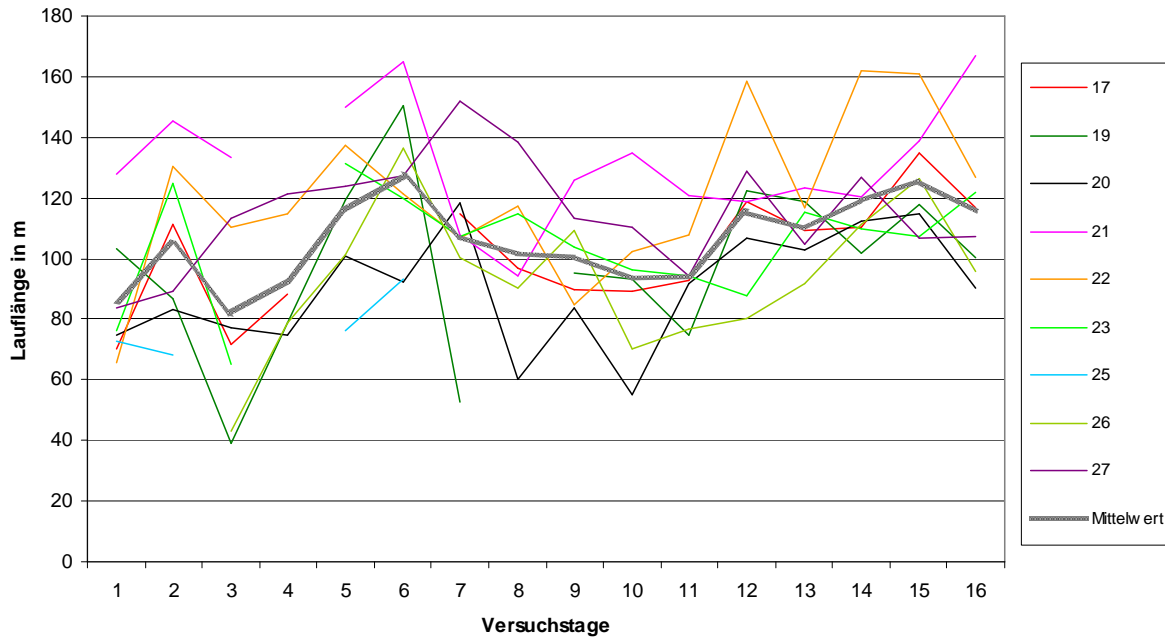


Abb. 3.2: Lauflänge in Versuch 1

Die Laufpräzision schwankt zwischen den Läufen der Tiere stark, bleibt aber im Mittel konstant bei einem Mittelwert von etwa 0,6. Die Lauflänge der einzelnen Läufe (Abb. 3.2) erhöht sich signifikant von 86m an Versuchstag 1 auf 116m an Versuchstag 11 ($p < 0,02$, t-Test für abhängige Stichproben, $N=8$), schwankt jedoch auch am letzten Tag noch relativ stark zwischen 90m und 162m.

Um die Vorzugsrichtungen aus den Läufen der Tiere zu ermitteln, wurden Punkte aus geglätteten Spuren mit einem Abstand von 100 Datenpunkten entnommen. Aus diesen wurden Laufrichtungen berechnet und in Polarhistogramme (siehe Anhang B) mit Sektorgrößen zu $22,5^\circ$ übertragen. 6 der 9 Tiere, die an dem Versuch teilnahmen, zeigten deutlich eine Vorzugsrichtung mit einer Streuung von etwa 90° . Die Modalwerte ihrer Polarhistogramme sind in Tabelle 3.1 aufgelistet. Bei den Ratten 17 und 19 verteilen die Richtungswerte dagegen gleichmäßig über einen Bereich von 180° . Bei Ratte 26 findet sich eine zweigipflige Verteilung.

Tab. 3.1: Vorzugsrichtungen der Tiere

Nr. 17	-	Nr. 23	259°
Nr. 19	-	Nr. 25	326°
Nr. 20	191°	Nr. 26	-
Nr. 21	214°	Nr. 27	326°
Nr. 22	304°		

3.2 Säulentraining

3.2.1 Training im Säulenfeld (Versuch 2)

Nachdem die jungen Ratten gezeigt hatten, dass sie sich an den Laufkompensator und den Belohnungsmechanismus des Apparats gewöhnt hatten (vgl. Abschnitt 2.3), sollten sie in einem nächsten Schritt motiviert werden, gezielt Säulen aufzusuchen. Dazu wurde ein Training durchgeführt, das dem von Hölscher et al. (2005) beschriebenen sehr ähnlich ist.

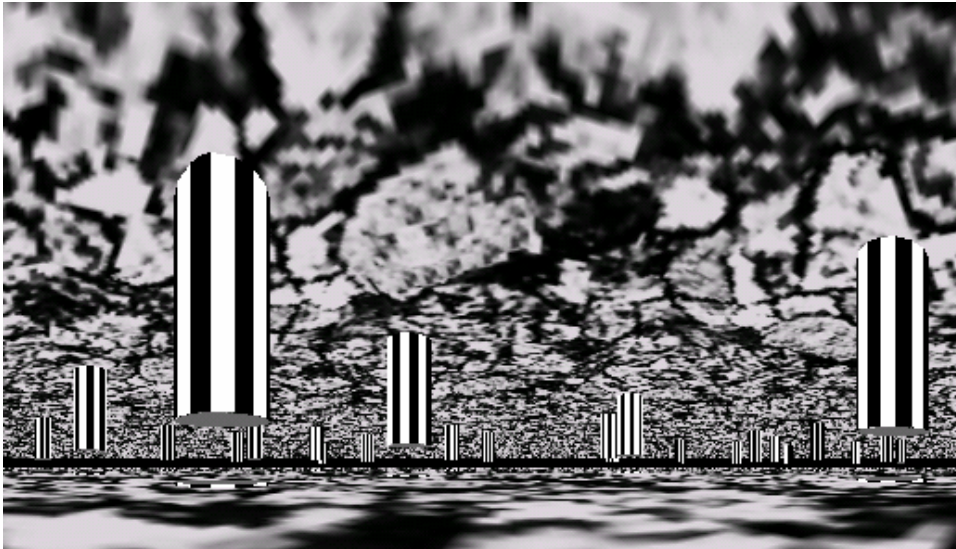


Abb. 3.3: Ansicht der virtuellen Umgebung von Versuch 2

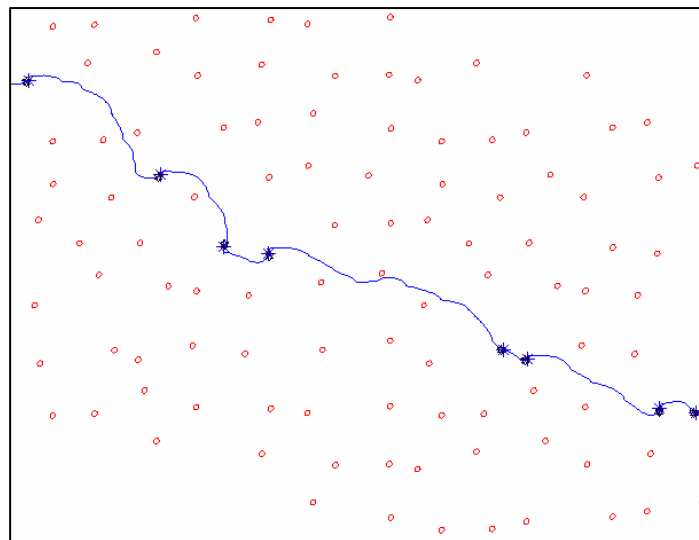


Abb. 3.4: Beispiel für die pseudo-randomisierte Verteilung

Rote Kreise = Säulenstandorte, blaue Linie = Laufspur, Sterne = Belohnungsort

Die Tiere liefen dabei durch ein repetitives Säulenfeld, in dem die Säulen auf einem quadratischen Raster mit einem definiertem Säulenabstand angeordnet wurden (Abb. 3.3). In früheren Versuchen wurde beobachtet, dass manche Ratten in einem streng geometrisch angeordneten Säulenfeld auch dann regelmäßig belohnt würden, wenn sie lediglich ihrer „Vorzugsrichtung“ geradlinig folgen (vgl. Abschnitt 3.1). Deshalb wurden die Säulen um

Zufallswerte um bis zu 1/3 der Kantenlänge des Rasters gegenüber den Rasterstandorten verschoben, woraus sich eine pseudo-randomisierte Verteilung der Säulen ergibt (vgl. Abb. 3.4). Das repetitive Säulenfeld umfasste eine Gruppe von 7x7 Säulen. Sobald sich die Ratte aus der Mitte des Feldes entfernte, wurde die am weitesten entfernte Säulenreihe an das andere Ende der Umwelt gesetzt, so dass sich die Ratte immer im inneren Bereich des Säulenfelds befand und in alle Richtungen drei Reihen mit Säulen vor sich hatte. Das Versetzen der Säulen wurde durch den in Abschnitt 2.2 erwähnten Nebel verdeckt, so dass die Ratten es nicht wahrnehmen konnten. Um die Tiere dazu zu bringen, immer neue Säulen zu besuchen, wurde eine gerade erst besuchte Säule erst dann wieder aktiviert, wenn sich die Ratte zuvor mindestens einen halben Säulenabstand von ihr entfernt hatte. Der Boden und die Decke der virtuellen Umgebung waren bei einer Deckenhöhe von 0,5m mit der dunklen Steinfliesentextur (*flagstone*) bedeckt.

In den ersten vier Versuchstagen wurde ein Säulenabstand von 2m verwendet. Nachdem eine Erhöhung der Treffer pro Lauflänge darauf hindeutete, dass die Ratten die Verknüpfung von Säulentreffer und Belohnung gelernt hatten, wurde der Säulenabstand ab Versuchstag 5 auf 4m erhöht, um die Schwierigkeit der gestellten Aufgabe zu erhöhen.

Ergebnisse:

In den Graphen der nun folgenden Abschnitte wurde die Farbkodierung, die in Abbildung 3.3 zu sehen ist, verwendet:

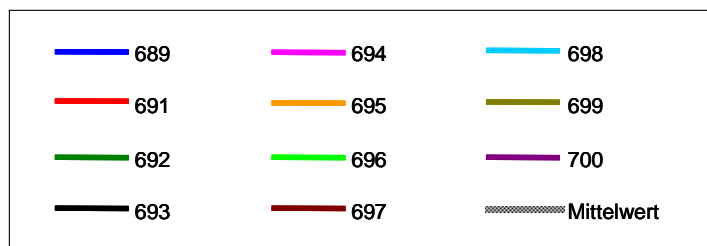


Abb. 3.3: Farbkodierung der folgenden Graphen für einzelne Tiere und Mittelwert

Innerhalb von 11 Versuchstagen nahm die Motivation der Tiere zu, sich in der virtuellen Umgebung zu bewegen: Sie steigerten ihre mittlere Lauflänge von Versuchstag 1 bis Versuchstag 11 hoch signifikant ($p < 0,01$, t-Test für abhängige Stichproben, $N=11$) von 160m auf 260m (Abb. 3.6). Allerdings wurde bereits am 6. Versuchstag eine mittlere Lauflänge von 250m erreicht. Mit der Verlängerung der Laufstrecke steigt die Wahrscheinlichkeit, zufällig in den Belohnungsbereich einer Säule zu gelangen. Um beurteilen zu können, ob die Tiere auch ihre Treffsicherheit steigern, muss man anstelle der absoluten Trefferzahl die Belohnungsdichte betrachten. Sie berechnet sich als Quotient aus Trefferzahl und Lauflänge und ist für dieses Training in Abb. 3.7 dargestellt. Während der ersten vier Tage lag der Wert

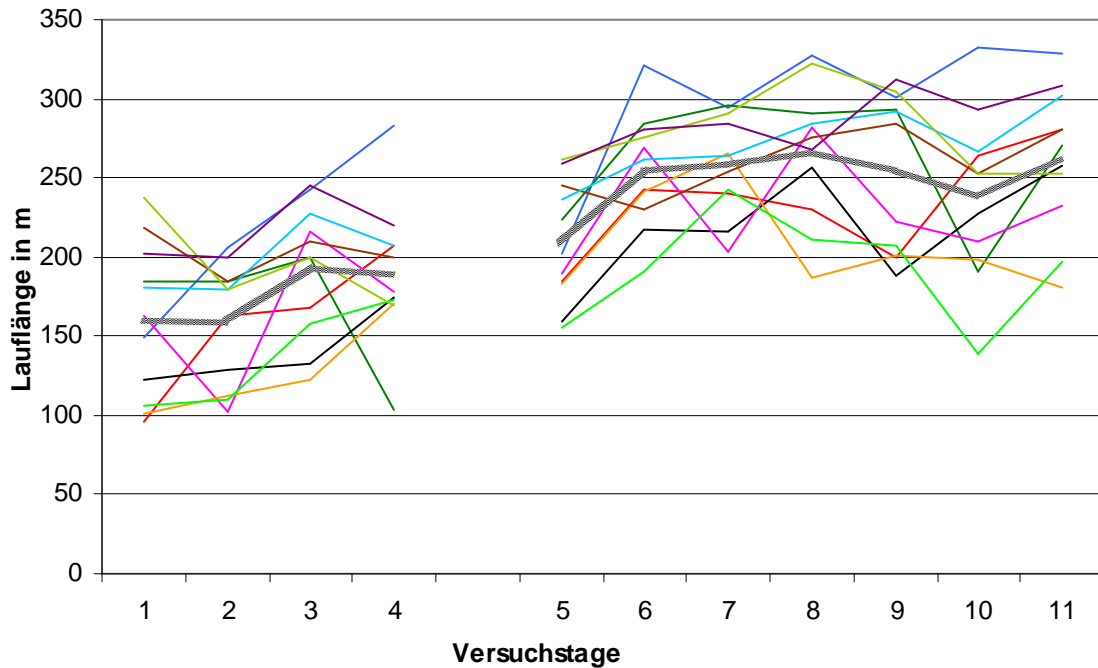


Abb. 3.6: Lauflänge in Versuch 2

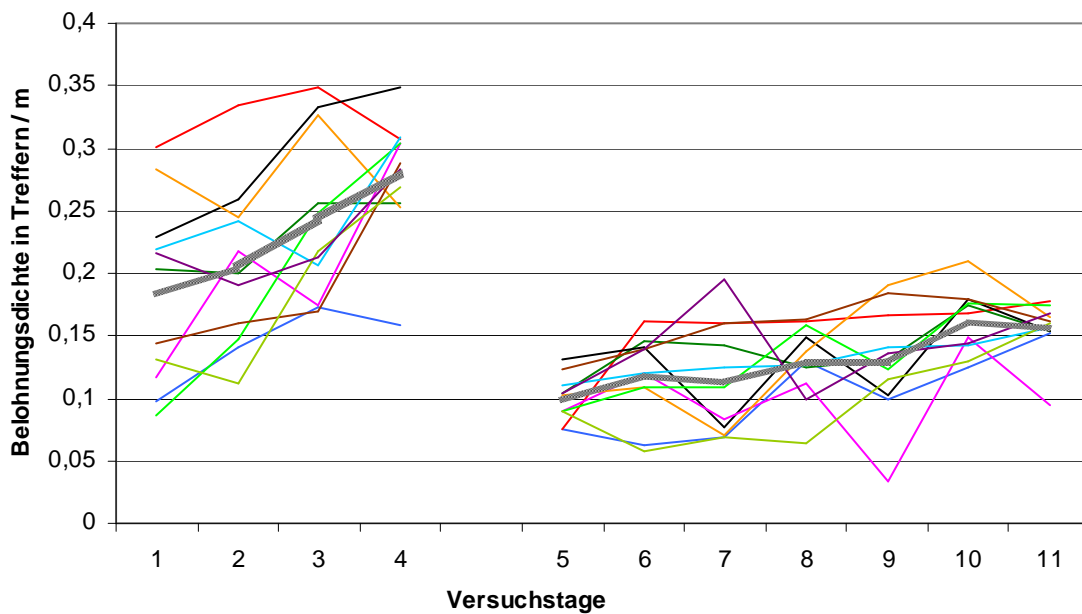


Abb. 3.7: Belohnungsdichte in Versuch 2

einer im optimalen Fall zu erreichenden Belohnungsdichte bei $0,5\text{m}^{-1}$, ab Versuchstag 6 dann bei $0,25\text{m}^{-1}$. Im Durchschnitt erhöhte sich die Belohnungsdichte hoch signifikant von $0,18\text{m}^{-1}$ an Versuchstag 1 auf $0,28\text{m}^{-1}$ an Versuchstag 4 ($p < 0,01$, t-Test für abhängige Stichproben, $N=11$), ebenso von $0,10\text{m}^{-1}$ an Tag 5 auf $0,16\text{m}^{-1}$ an Tag 11 ($p < 0,01$, t-Test für abhängige Stichproben, $N=11$).

Als weiteres Kriterium für das Verhalten der Ratten wurde die Trefferquote der Ratten an jenen Säulen berechnet, deren Mittelpunkt sich innerhalb eines Abstands von 3m zur Laufspur der Ratte befand (vgl. Abb. 3.8). Diese Trefferquote wird im weiteren Text

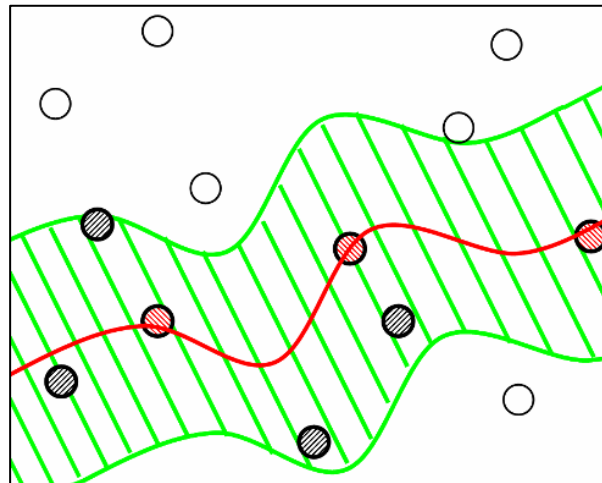


Abb. 3.8: Darstellung der Berechnung der Korridorquote

Rote Linie: Laufspur, grün gezeichnete Zone: Wertungsbereich für die Trefferquote, rot gestreifte Kreise: getroffene Säulen, schwarz gestreifte Kreise: nicht getroffene Säulen im Wertungsbereich, einfache Kreise: Säulen außerhalb des Wertungsbereichs.

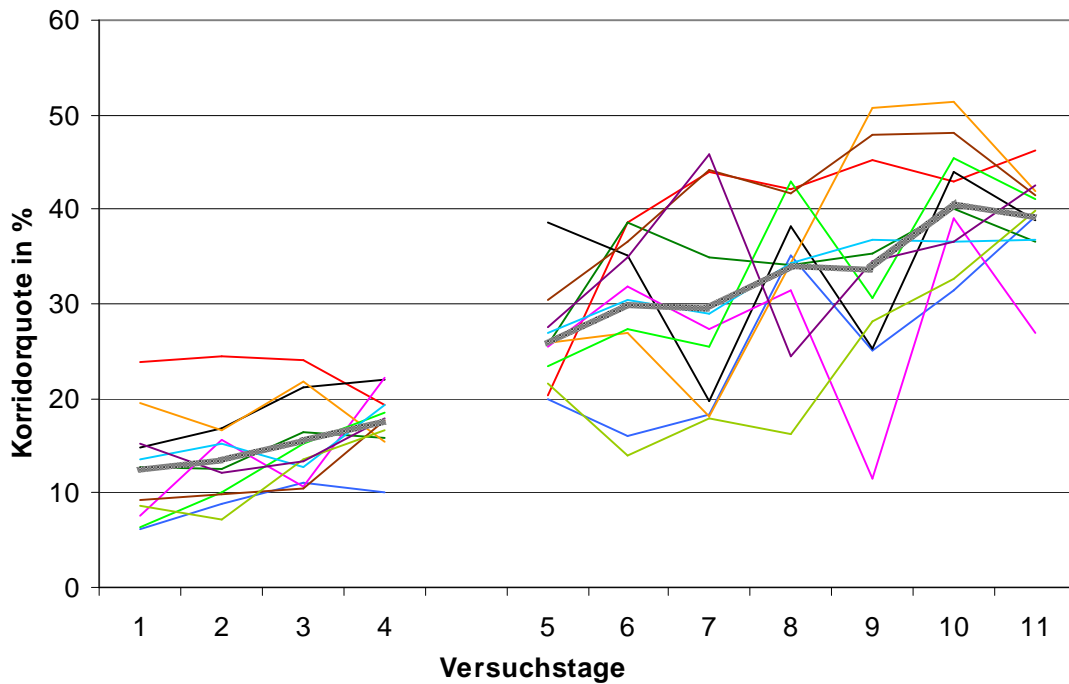


Abb. 3.9: Korridorquote in Versuch 2

Korridorquote genannt. Die Ergebnisse sind in Abb.3.2.1.6 zu sehen: Die Korridorquote erhöht sich hoch signifikant von durchschnittlich 13% an Tag 1 auf 40% an Tag 11 ($p < 0,0001$, t-Test für abhängige Stichproben, einseitig).

Für diesen Versuch wurden auch Polarhistogramme der Richtungen (siehe Versuch 1) erstellt (siehe Anhang B) und für jedes Tier der modale Sektor berechnet (siehe Tab. 3.2).

Tab. 3.2: Vorzugsrichtungen der Tiere

Nr. 689	11°	Nr. 694	281°	Nr. 698	236°
Nr. 691	259°	Nr. 695	326°	Nr. 699	304°
Nr. 692	304°	Nr. 696	304°	Nr. 700	326°
Nr. 693	281°	Nr. 697	11°		

3.2.2 Training auf einzelne Säulen (Versuch 3)

Nachdem sich die Leistungen der Ratten beim Lauf im Säulenfeld verbessert hatten, sollte ausgeschlossen werden, dass die Tiere primär ihrer Vorzugsrichtung folgten und nur nebenbei durch Säulenbesuche Belohnungen mitnehmen. Um das Orientierungsverhalten auf eine individuelle Säule hin zu trainieren, wurde ein Versuchsdesign verwendet, das den Ratten zu jeder Zeit nur eine sichtbare Säule anbietet

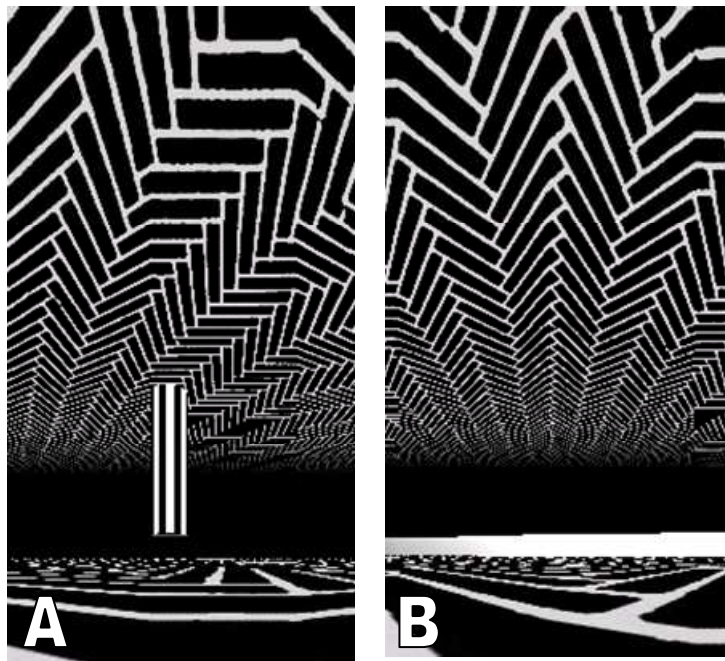


Abb. 3.10 Ansicht der virtuellen Umgebung von Versuch 3
A: Belohnte Säule B: Mauer vor dem Versetzungsbereich

Dazu war es erforderlich, die Säule während der Durchführung des Versuches immer wieder an neue Positionen zu versetzen. Dies geschah immer dann, wenn das Tier die Säule erreichte und eine Belohnung erhielt. Verfehlte das Tier dagegen die Säule, so wurde der aktuelle Suchlauf abgebrochen, sobald das Tier eine Entfernung von 8,0m zur Säule überschritt.

Um sicher zu stellen, dass sich der neue Standort der Säule auch im Blickfeld der Ratte zum Zeitpunkt der Versetzung befand, wurde die neue Säulenposition abhängig von der aktuellen Bewegungsrichtung der Ratte ermittelt. Als aktuelle Bewegungsrichtung wurden der Aufenthaltsort der Ratte in 0,5m Entfernung vor dem Erreichen des Versetzungskriteriums

und der aktuellen Position der Ratte ermittelt. Per Zufallsgenerator wurde dann eine Abweichung von $\pm 30^\circ$ zu dieser Bewegungsrichtung addiert und die Säule in dieser Richtung in einem Abstand von 5,0m aufgestellt. Die erste Säule des Laufs wurde nach der für jedes Tier zuvor ermittelten Vorzugsrichtung (Tab. 3.2) ebenfalls im Abstand von 5m positioniert. Die Deckenhöhe der virtuellen Umgebung wurde um einen Meter auf 1,5m angehoben, wodurch sich die Sichtweite der Ratten sowie die sichtbare Höhe der Säulen vergrößerten. Deswegen waren die Säulen über weite Entfernungen besser zu erkennen (vgl. Abb. 3.10A). Als Textur wurde ein dunkles Fischgrätmuster gewählt, das den Tieren eine grundlegende Orientierung ermöglichen sollte.

Da sich in den ersten vier Versuchstagen keine Verbesserung der Leistungen der Tiere beobachten ließ, wurde ab Tag 5 eine Bestrafung eingebaut: Sobald die Ratte den Acht-Meter-Abstand zur Säule übertreten hatte, wurde sie 10 Sekunden lang einer hellen Beleuchtung ausgesetzt; während dieser Zeit wurden keine Daten aufgenommen. Erst anschließend wurde den Ratten eine neue Säule im Abstand von 5m vorgesetzt.

Helles Licht gilt als ein aversiver Stimulus für die nachtaktiven Ratten. Licht verstärkt den Schreckreflex der Ratten (Walker & Davis, 1997; Brown et al, 1951), was im Übrigen bei anxiogenen oder angst-konditionierten Reizen zu beobachten ist. Die aversive Wirkung von Licht auf Ratten wird auch bei Angstmodellen mit Ratten ausgenutzt, da helle Beleuchtung die Aufenthaltsdauer von Ratten in einer Kammer heruntersetzt (Light-Dark Test, Bilkei-Gorzó et al., 1998).

Da auch diese Maßnahme keine verbesserte Leistung bewirkte, wurde ab Tag 13 eine ringförmige, weiße Mauer mit einem Radius von 8m und einer Höhe von 20cm um die jeweils präsentierte Säule gezogen. Vom Startpunkt der Ratte aus war die Mauer aufgrund der Sichtweitenbeschränkung durch den Nebel auf 6m nicht in Richtung Säule, sondern nur in entgegengesetzter Richtung sichtbar (vgl. Abb. 3.10A-B). Diese optische Barriere sollte es den Ratten erleichtern, eine Assoziation zwischen dem Verfehlen der Säule und der Lichtbestrafung aufzubauen.

Ergebnisse:

Abb. 3.11 zeigt die Veränderung der Lauflänge für jedes einzelne Tier wie auch den Mittelwert der Tiere pro Tag an. Dieser bleibt relativ konstant bei Werten zwischen 170m und 210m, abgesehen von einem Minimum an Versuchstag 6, dem Tag nach der Einführung der Bestrafung mit Licht. Diese Veränderung hatte demnach eine negative Auswirkung auf die Laufleistung der Tiere, die auch bis zum 18. Versuchstag bestehen blieb. Betrachtet man unter diesem Gesichtspunkt die Kurve der Trefferquoten (Abb. 3.12), so ist dort kein

nennenswerter Einbruch der Trefferquote zu finden; die Tiere liefen also insgesamt weniger, jedoch nicht ungenauer. Über den gesamten Versuch lässt sich allerdings eine abfallende Tendenz der mittleren Trefferquote erkennen von 61% auf 53%, im Minimum auf 36% an Tag 16. Auch für diesen Versuch wurden Polarhistogramme der Richtungen erstellt und für jedes Tier der modale Sektor berechnet (siehe Anhang B).

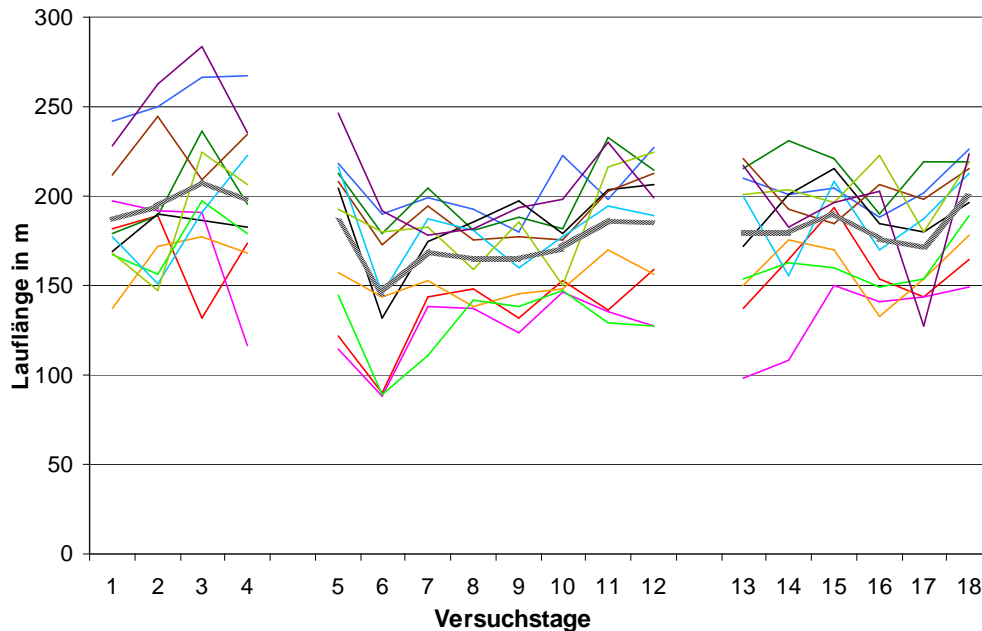


Abb. 3.11: Länge der Läufe in Versuch 3

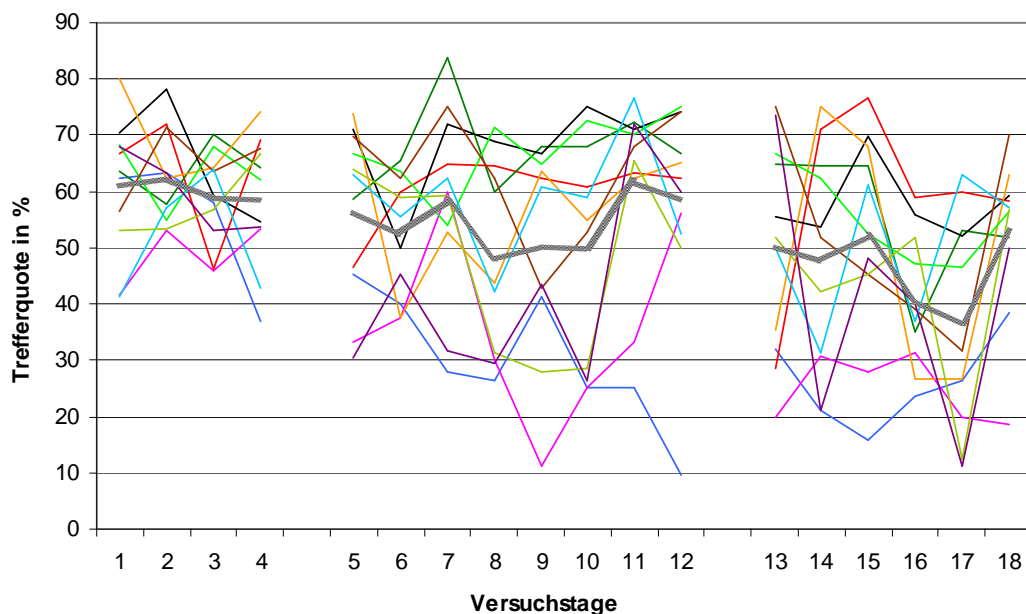


Abb. 3.12: Trefferquoten in Versuch 3

Die Ergebnisse dieses Trainings entsprachen nicht der Erwartung einer Leistungsverbesserung der Tiere. Deswegen wurde es abgebrochen und wieder auf das Training im Säulenfeld zurückgegriffen, um die Leistungsveränderungen dort zu beobachten.

3.2.3 Säulenfeld Teil 2 (Versuch 4)

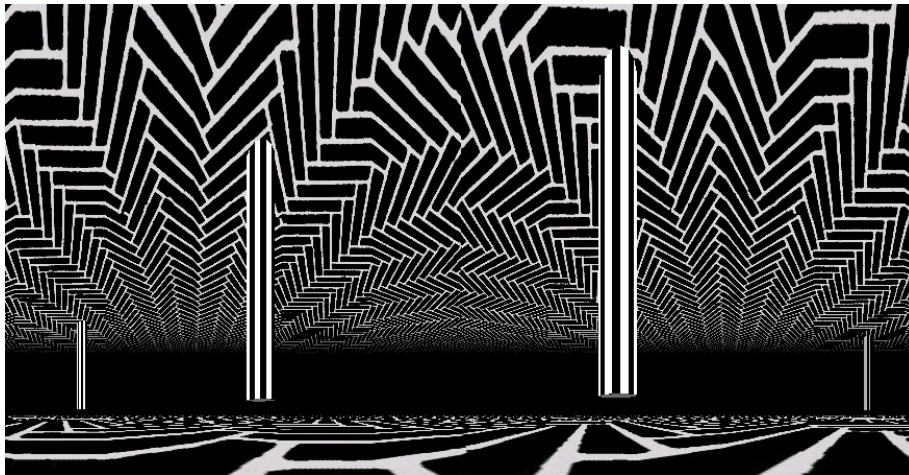


Abb. 3.13: Ansicht der virtuellen Umgebung von Versuch 4

Bei der erneuten Verwendung des Säulenfeldtrainings wurden gegenüber dem in Abs. 3.2.1 beschriebenen Design folgende Angleichungen an das Training auf einzelne Säulen (Versuch 3, Abs. 3.2.2) vorgenommen: Die Deckenhöhe wurde auf 1,5m erhöht, und die Textur durch das Fischgrätmuster ersetzt (vgl. Abb. 3.13). Begonnen wurde mit einem Säulenabstand von 4m, der ab Tag 4 auf 5m verlängert wurde. Nach einem vorläufigen Abschluss dieses Trainings und dem Übergang zu Übungen im Routenlauf wurde später zu Testzwecken erneut in einem Nachversuch dieses Paradigma verwendet, um Veränderungen im Verhalten der Ratten zu untersuchen. Die Läufe dieses Nachversuchs sind im Folgenden in den Diagrammen unter einer neu beginnenden Versuchstagszählung aufgenommen.

Ergebnisse:

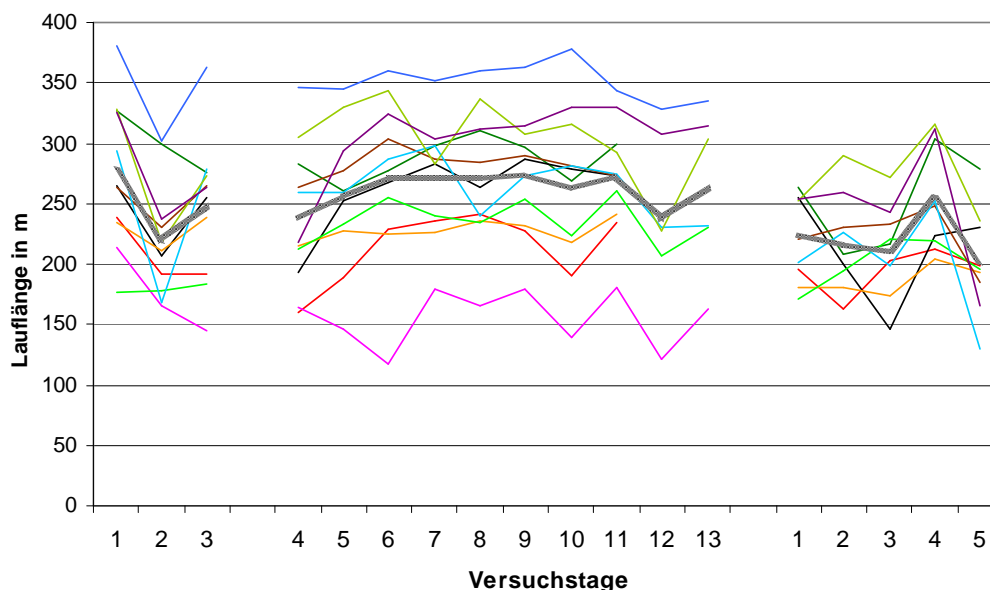


Abb. 3.14: Laufänge in Versuch 4

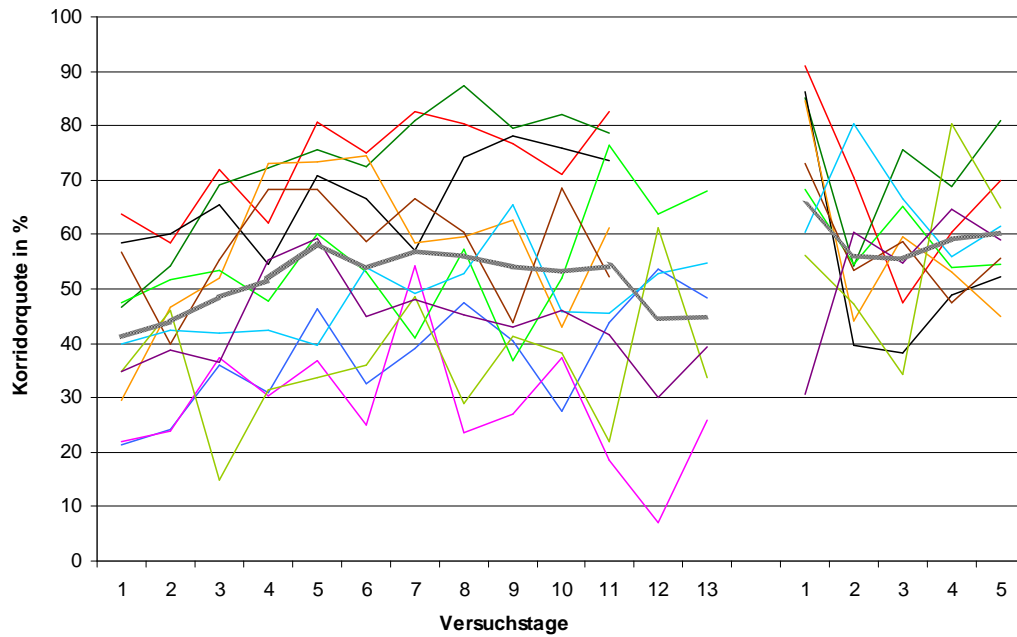


Abb. 3.15: Korridorquote in Versuch 4

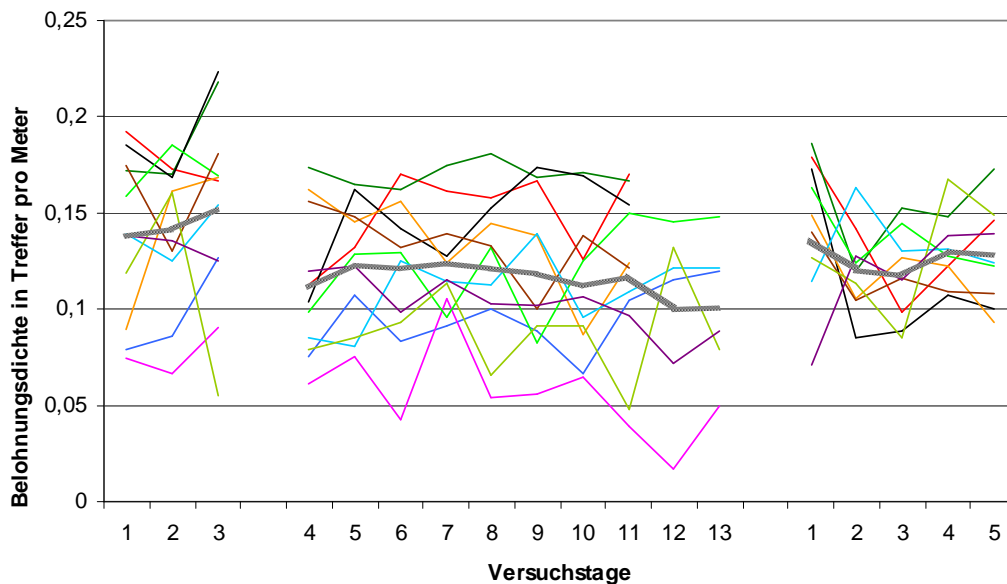


Abb. 3.16: Belohnungsdichte in Versuch 4

Die Länge der Läufe (Abb. 3.14) blieb während des Versuchs konstant. Vergleicht man sie mit der gemessenen Lauflänge im vorhergehenden Säulenfeld (Abb. 3.6), so sind hier vergrößerte Unterschiede zwischen den Tieren zu erkennen. Insbesondere Ratte Nr. 694 zeigt eine gegenüber den vorhergehenden Läufen deutlich verringerte Lauflänge. Im Nachversuch zeigt sich eine leichte Verringerung der Lauflänge. Die Korridorquote (Abb. 3.15) liegt dagegen im Durchschnitt auf teilweise über 50% im Vergleich zu 40% am Ende der vorausgehenden Säulenfeldläufe. Die Werte der Belohnungsdichte (Abb. 3.16) bleiben ab Tag 4 relativ konstant bei einem Mittelwert von 0,12 Belohnungen pro Meter und Einzelwerten zwischen 0,05 und 0,18 Belohnungen pro Meter. In den Tagen 1 bis 3 liegt die

erzielte Belohnungsdichte aufgrund des geringeren Säulenabstands höher. Tier Nr. 694 zeigt auch hier die mit Abstand schlechtesten Ergebnisse und wurde deswegen aus den folgenden Versuchen herausgenommen. Ebenso wurde Ratte Nr. 689 wegen schlechter Leistung aus dem Versuch genommen. Auch im dargestellten Nachversuch zeigt die Belohnungsdichte gleich bleibende Werte. Insgesamt ist also während des zweiten Säulenfeldtrainings keine Verbesserung der Leistung der Tiere bezüglich der ihnen gestellten Aufgabe zu finden. Für diesen Versuch wurde ebenfalls die Vorzugsrichtung berechnet. Die Modalsektoren sind in Tabelle 3.3 zu sehen.

Tab. 3.3: Vorzugsrichtungen der Tiere in Versuch 4

Nr. 689	304°	Nr. 694	214°	Nr. 698	236°
Nr. 691	259°	Nr. 695	349°	Nr. 699	281°
Nr. 692	11°	Nr. 696	259°	Nr. 700	281°
Nr. 693	281°	Nr. 697	304°		

3.3. Training zum Routenlernen (Versuch 5)

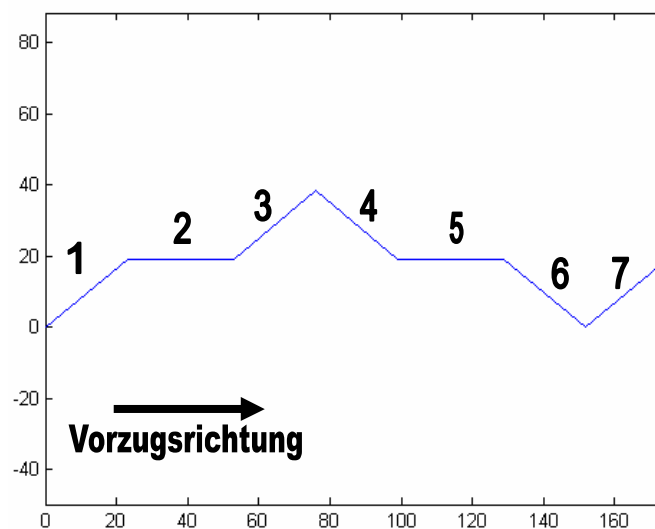


Abb.3.17: Verlauf der Route, Ausrichtung nach der Vorzugsrichtung
(Ziffern = Nummer der Teilstrecke)

Weil die Tiere in Versuch 4 auch nach mehreren Versuchstagen keine Leistungsverbesserung zeigten, wurde dieser Versuch nach 18 Versuchstagen abgebrochen und mit den in der Einleitung erwähnten Versuchen zum Routenlernen begonnen. Die neue virtuelle Umgebung unterschied sich von den zuvor verwendeten lediglich in der Anzahl und Ausrichtung der Säulen. Die Säulen waren in der horizontalen Ebene nach einem Muster angeordnet, das aus sieben geradlinigen Teilstrecken von je 30 Metern Länge bestand (siehe Abb. 3.17). Die

Ausrichtung dieses Routenverlaufs war für jedes Tier individuell nach dessen zuvor ermittelten Vorzugsrichtung (siehe Tab. 3.3) orientiert.

Der Abstand zwischen den Säulen betrug zu Beginn des Trainings 2m und sollte bei verbesserter Leistung der Tiere schrittweise vergrößert werden, um die Aufgabe zu erschweren und allmählich den Tieren abzuverlangen, ihre Richtungsentscheidung auf Grund einer mentalen Repräsentation der Route zu treffen. Bei Erreichen einer Säule wurden die Tiere belohnt und die nun nicht mehr aktivierte Säule entfernt, um ein Umkehren der Tiere beim Abschreiten der Route zu vermeiden. Der Startpunkt der Ratte war auch der Anfangspunkt der Route.

Für den Fall, dass sich die Ratte verlief, d.h. sich mehr als 30 Meter von der Route entfernte, wurde die Route von Tag 1 bis Tag 11 an eine Position vor die Ratte versetzt. Dabei wurde bei jedem zweiten Versetzten die Ausrichtung der Route um 90° gedreht, um den Ratten zum einen eine andere Richtung zum Verfolgen der Route anzubieten – falls die Ausnutzung der Vorzugsrichtung für den Versuch nicht so funktionell war wie geplant; zum anderen, um der Ratte eine bessere Sicht über die Säulenreihe zu gewähren, in dem sie seitlich auf den Säulenparcours zulief und so leichter wahrnehmen konnte.

Beendet wurde der Lauf, wenn das Tier

- a) das Ende der Route mit einer Ausbeute von 90% der vorhandenen Belohnungen erreichte
- b) nach mindestens 10 Minuten mehr als 60% der Säulen angelaufen hatte
- c) sich zum sechsten Mal verlaufen hatte.

Ab Tag 12 wurde das Versetzen der Säulen ausgesetzt. Anstelle von Abbruch c) nach sechs Versetzungen des Routenparcours wurde ab Tag 12 der Lauf beendet, sobald die Tiere 5 Minuten lang keine Belohnung bekommen hatten. Die Tiere wurden erst nach und nach aus dem Säulenfeldtraining genommen und in das Routentraining einbezogen.

Ergebnisse:

Aufgrund von Programmfehlern weisen die Daten in den ersten Tagen Lücken auf.

Die Lauflängen der Tiere (Abb. 3.18) im Routentraining waren individuell sehr verschieden. Besonders nach Ausschalten des Säulenversetzens an Tag 12 verringert sich die Länge der gelaufenen Strecke deutlich. Wie allerdings an der durchschnittlichen Geschwindigkeit in Abbildung 3.19 zu erkennen ist, ist diese Verkürzung wie auch die erhöhte Variabilität der Lauflänge auf die unterschiedliche Versuchsdauer zurückzuführen, besonders ab Tag 12. Bis Tag 14 bleibt die Geschwindigkeit relativ konstant. Für die Trefferquote in Abbildung 3.20 wurden zur besseren Vergleichbarkeit der Ergebnisse in den unterschiedlichen

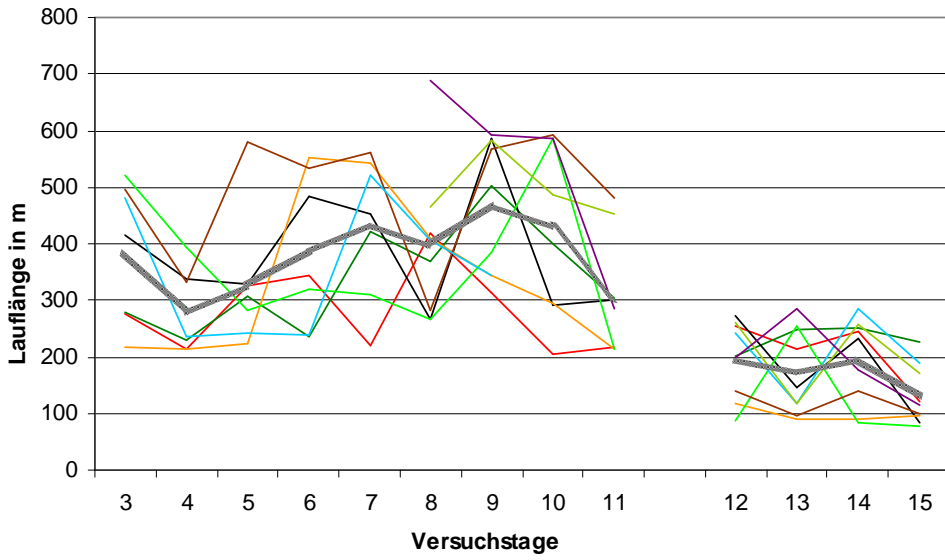


Abb. 3.18: Lauflänge in Versuch 5



Abb. 3.19: Durchschnittliche Geschwindigkeit in Versuch 5

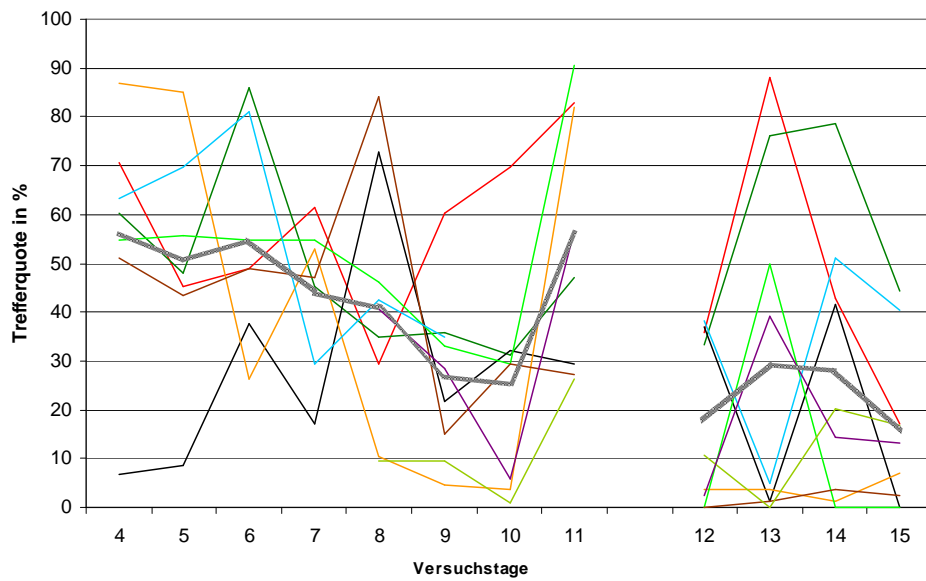


Abb. 3.20: Trefferquote in Versuch 5

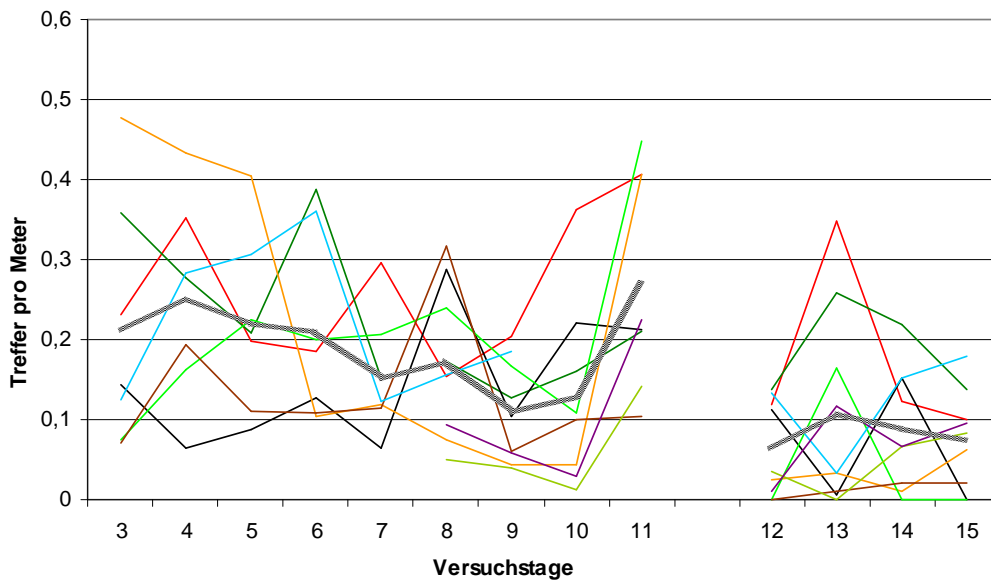


Abb. 3.21: Belohnungsdichte in Versuch 5

Versuchsdesigns nur die Treffer in der ersten Säulenreihe, und nicht die in den versetzten Säulenreihen gezählt. Die so erzielten Trefferquoten variieren stark vom ersten Tag an und sind auch für jedes Tier unterschiedlich. Der Mittelwert der Trefferquote über die Tiere zeigt allerdings eine abfallende Tendenz. Für die Belohnungsdichte (Abb. 3.21) wurden alle Treffer, auch jene in den versetzten Säulenreihen, gezählt und durch die Länge der gesamten Läufe geteilt. Auch diese zeigt eine hohe Variabilität der Werte zwischen den Tagen und den einzelnen Tieren, sowie eine fallende Tendenz des Mittelwerts über den Verlauf des Versuchs.

3.4 Belohnungstest (Versuch 6)

Nachdem die Daten der Trainingsläufe für das Routenlaufen keine geeignete Grundlage für das Testen des Routenlernens boten, sollte der Grund des Leistungsdefizits der Versuchstiere näher erkundet werden. Es wurde vermutet, dass ein Zusammenhang zwischen der Zuckerkonzentration der Belohnung und der Attraktivität für die Ratten besteht, der die Motivation der Tiere beeinflusst. Hierzu wurden die verbleibenden neun Ratten in drei Gruppen (siehe Tab. 3.4) eingeteilt, die nach den Leistungen vorausgegangener Läufe gemischt besetzt wurden. In jeder Gruppe befand sich somit je ein Tier, das in den vorhergehenden Versuchen niedrige, mittlere und hohe Trefferquoten erreichte. Als Belohnung wurden Leitungswasser (Gruppe Wasser) sowie zwei Saccharoselösungen zu 250g/l (Gruppe Niedrige Konzentration) und 500g/l (Gruppe Hohe Konzentration) in ihrer Auswirkung auf die Leistung der Tiere getestet.

Die Ratten wurden mindestens 180 Minuten vor dem Versuch wasserdepriviert. Die Öffnungszeiten des Belohnungsventils wurden an die Viskositätsunterschiede der

verwendeten Flüssigkeiten angepasst, so dass die Belohnungsportionen für alle Tiere gleich groß waren. Außerdem wurde vor jedem Versuch die Füllmenge des jeweiligen Vorratsbehälters auf ca. 80ml eingestellt, um Druckunterschiede der Belohnungsflüssigkeit zwischen den Versuchstagen auszuschließen. Die Reihenfolge, nach der die Versuchsgruppen und die Tiere innerhalb der Gruppen eingesetzt wurden, wurde jeden Tag verändert.

Tab. 3.4: Gruppeneinteilung der Ratten:

	Block 1	Block 2	Block 3
Gruppe A: (691, 697, 699)	Wasser	250g/l	500g/l
Gruppe B: (693, 696, 698)	250g/l	500g/l	Wasser
Gruppe C: (692, 695, 700)	500g/l	Wasser	250g/l

Die Aufgabe für die Tiere war identisch mit jener im vorausgehenden Training: Sie sollten einer Säulenreihe folgen, die entsprechend der Anordnung in Abbildung 3.17 aufgestellt waren. Der Versuch gliederte sich in drei Versuchsblöcke zu je sieben Tagen. Nach jeweils einem Versuchsblock wurde den Versuchsgruppen eine der anderen Flüssigkeiten als Belohnung dargeboten, wie in Tab. 3.4 zu sehen ist.

Ergebnisse:

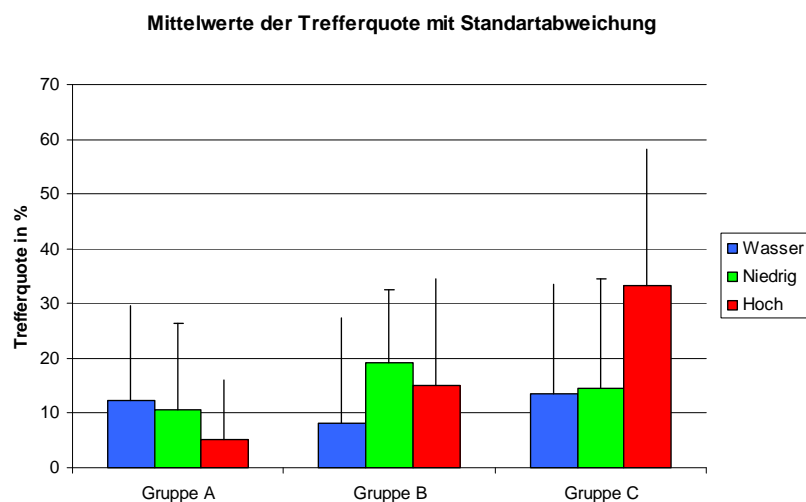


Abb. 3.22 Mittelwerte der Trefferanzahl, nach Belohnungsgruppen getrennt

Es zeigten sich im Verhalten der Tiere zwischen den Belohnungsgruppen keine systematischen Unterschiede (Abb. 3.22). Eine Verbesserung der Trefferanzahl über die Zeit, wie man sie in einer Lernkurve in Folge eines angepassten Trainings erwarten würde,

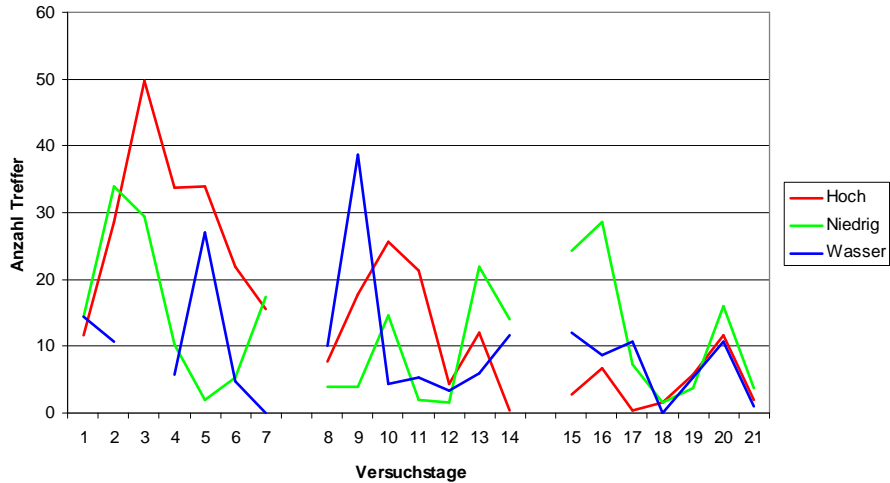


Abb. 3.23 Verlauf der Trefferanzahl, nach Belohnungsgruppen getrennt
 Abb. 3.24 Verlauf der Trefferquote der einzelnen Tiere

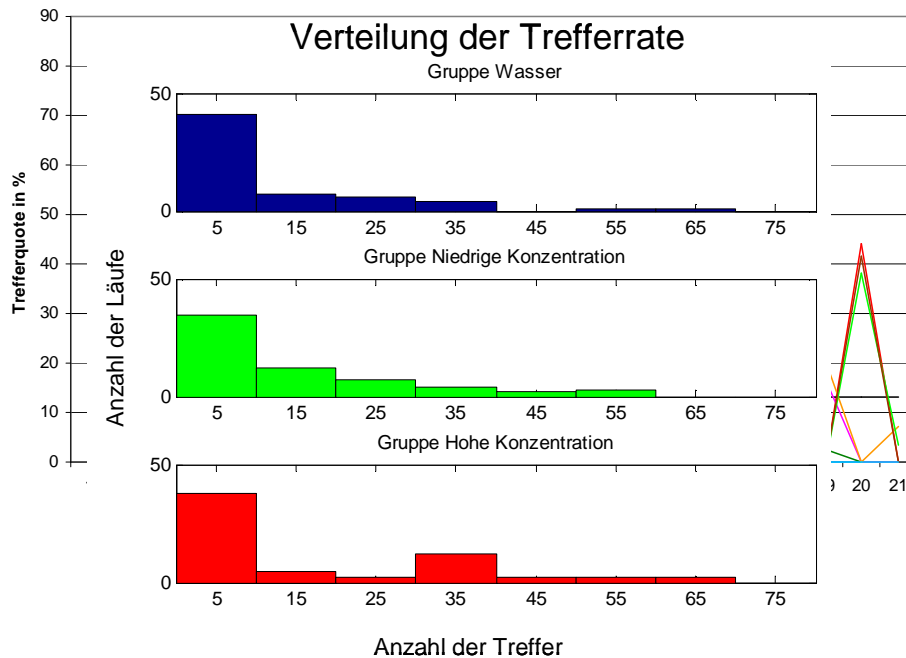


Abb. 3.25: Verteilung der Trefferanzahl, nach Belohnungsgruppen getrennt

ist nicht zu finden; nach anfänglich steigender oder hoher Leistung ist dagegen im Verlauf eine Tendenz zur Verschlechterung zu bemerken (siehe Abb. 3.23). Die Spitzenwerte der einzelnen Versuchblöcke sind, wie in Abb. 3.24 ersichtlich, auf die Leistungsunterschiede zwischen den Gruppen zurück zu führen. Hervorzuheben ist der Beitrag von Ratte 692, deren herausragende Trefferquoten den Mittelwert stark beeinflusst. Insgesamt aber variiert die Trefferquote nach Tagen und Individuen sehr stark, so dass es schwer ist, verlässliche zusammenfassende Aussagen über den Verhaltensverlauf der Tiere zu treffen. Es erscheint daher sinnvoll, in der Verteilung der Werte nach Unterschieden zwischen den Belohnungsgruppen zu suchen.

Wie in Abb. 3.25 zu erkennen ist, sind keine Unterschiede in der Verteilung der Anzahl der Säulentreffer zu finden. Nach einer Auswertung mit einer zweifaktoriellen ANOVA mit Meßwiederholung gibt es keinen signifikanten Unterschied zwischen den Belohnungsgruppen ($N=21$, $FG=2$, $F=2,40$, $p=0,93$), wohl aber zwischen den Tiergruppen ($N=21$, $FG=2$, $F=6,4$, $p<0,01$).

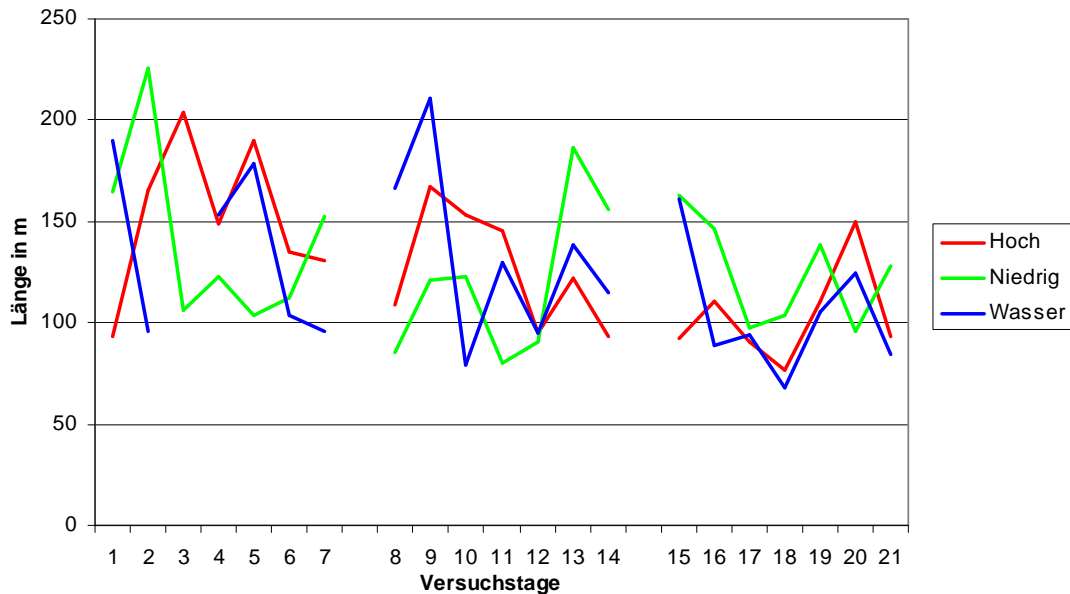


Abb. 3.26: Lauflänge in Versuch 6, nach Belohnungsgruppen getrennt

Die Länge der Läufe nimmt im Verlauf des Experimentes ab (Abb. 3.26), was bei gleich bleibender mittlerer Geschwindigkeit der Tiere (Abb. 3.27) auf die Dauer der Läufe zurück zu führen ist. Denn bei sinkender Trefferzahl ist im verwendeten Versuchsdesign mit der Verkürzung der Lauflänge durch die Verkürzung der Versuchsdauer zu rechnen. Auch die Belohnungsdichte (Abb. 3.28) und die Trefferanzahl, hochgerechnet auf 10 Minuten (Abb. 3.29) fallen im Verlauf des Experimentes ab.

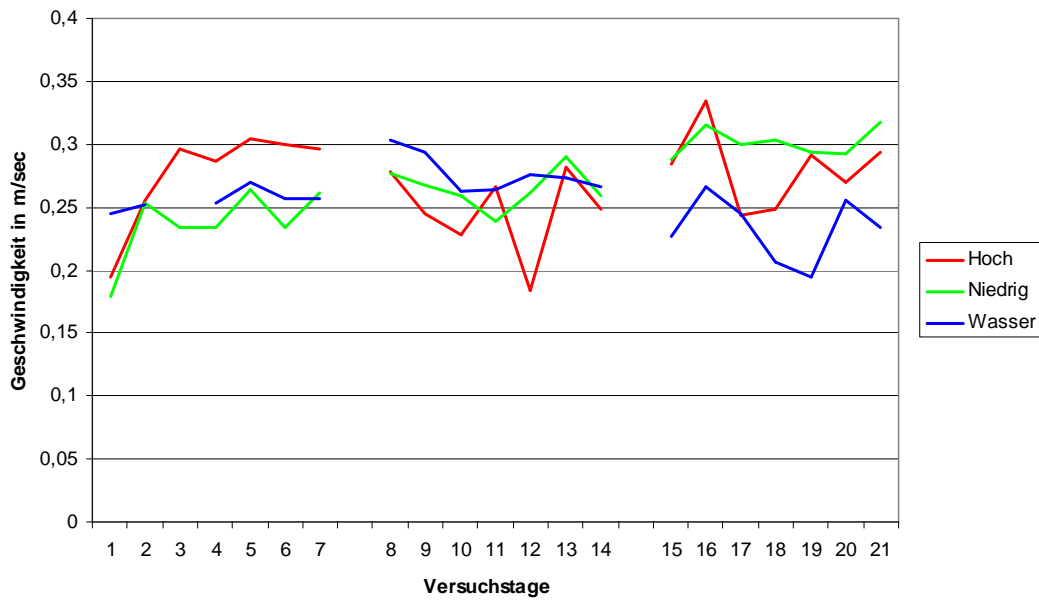


Abb. 3.27: Durchschnittliche Geschwindigkeit, nach Belohnungsgruppen getrennt

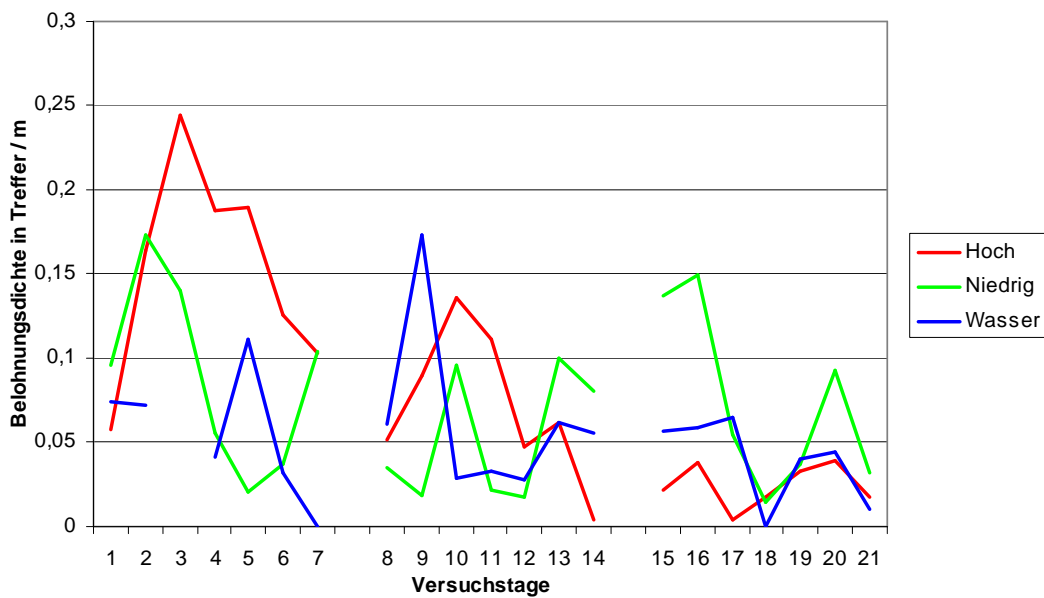


Abb. 3.28: Belohnungsdichte in Versuch 6, nach Belohnungsgruppen getrennt

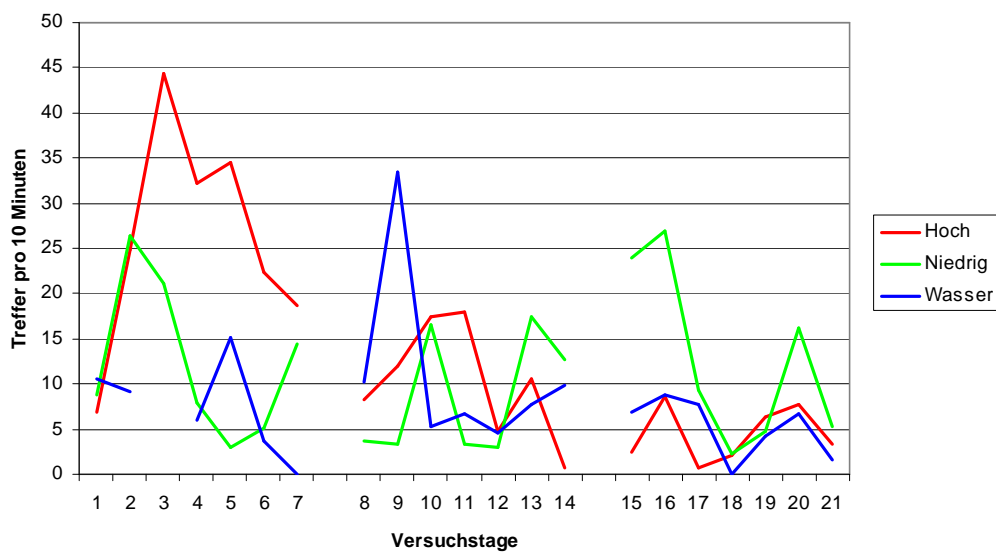


Abb. 3.29: Anzahl der Treffer pro 10 Minuten in Versuch 6, nach Belohnungsgruppen getrennt

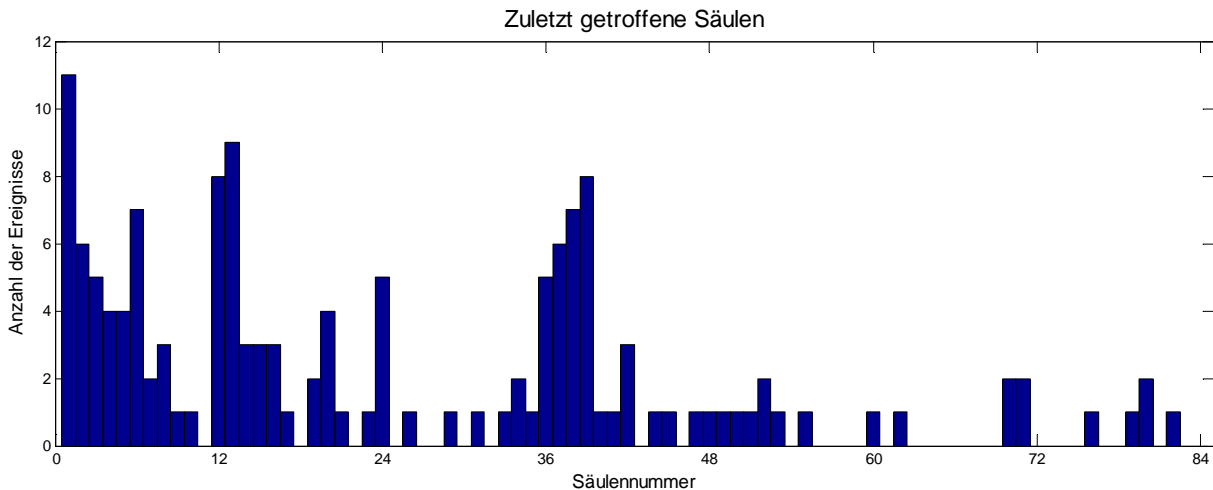


Abb. 3.30: Verteilung der zuletzt getroffenen Säulen in Versuch 6

In Abbildung 3.30 ist die Häufigkeit zu sehen, mit der eine bestimmte Säule der Route die letzte war, die in einem Lauf von der Ratte getroffen wurde. Hier zeigt sich, dass die Ratten mit dem Wechsel auf Teilstrecke 2 – bei Säule Nr. 12 - oft von der Route abkamen. Außerdem sank die Häufigkeit des Routenverlassens mit dem Verlauf einer Teilstrecke, was an Teilstrecke 1 (Säule Nr. 1 bis Nr. 11) und an Teilstrecke 2 (Säule Nr. 12 bis Nr. 23) zu sehen ist. Und schließlich wurde der Säulenparcours besonders häufig bei Beginn von Teilstrecke 4 (Säule Nr. 36ff) verlassen, die mit einem Richtungswechsel von 80° stärker von der Richtung der vorhergehenden Teilstrecke abwich.

3.5. Versuchsübergreifende Auswertung

3.5.1 Die Vorzugsrichtung

Wie schon mehrfach berichtet wurde (Hölscher et al 2005, Schnee (noch nicht veröffentlicht), Regler 2006), schienen die meisten Ratten eine Vorzugsrichtung, d.h. eine favorisierte Richtung nach Laborkoordinaten auszubilden. Auf Grundlage der Daten aus den zuvor beschriebenen Versuchen wurden die Vorzugsrichtungen der beteiligten Tiere ermittelt. Die Datengrundlage wurde auf alle Versuche beschränkt, in denen die Ratten

- in beliebige Richtung laufen und dennoch Belohnungen bekommen konnten. Dies traf auf die Teilversuche in der leeren Umgebung (Versuch 1) und im Säulenfeld zu (Versuch 2 und Versuch 4).
- zwar nicht in beliebiger Richtung Belohnungen erhalten konnten, aber durch ihre Laufrichtung die Ausrichtung der belohnten Säulen bestimmten. Dies betrifft die Läufe im Training auf einzelne Säulen (Versuch 3)

Nicht verwendet wurden dagegen die Daten der Routenläufe (Versuch 5 und Versuch 6), weil die Richtungswahl der Tiere von der festgelegten Belohnungsrouten in diesem Experiment erheblich beeinflusst wurde.

Zunächst wurde für jeden Lauf der Tiere die Verteilung der Laufrichtungen einzelner Schritte ermittelt. Verwendet wurden Punkte mit Koordinaten X und Y im Abstand von 100 Datenzeilen, was bei einem Zeitunterschied von etwa 0,08 Sekunden zwischen aufeinander folgenden Datenzeilen einem zeitlichen Abstand von 8 Sekunden entspricht. Aus diesen Punkten wurden Richtungen in Grad berechnet, wobei die X-Achse der Koordinaten 0° und die Y-Achse 90° entspricht. Anschließend wurden diese Schrittrichtungen in Richtungskategorien - Sektoren zu 10° - verteilt und in Prozentzahlen umgerechnet.

Die sich so ergebenden Richtungsverläufe der einzelnen Ratten wurden nach Tagen sortiert und summiert. Abbildung 3.31 zeigt den sich daraus ergebenden Dichteplot:

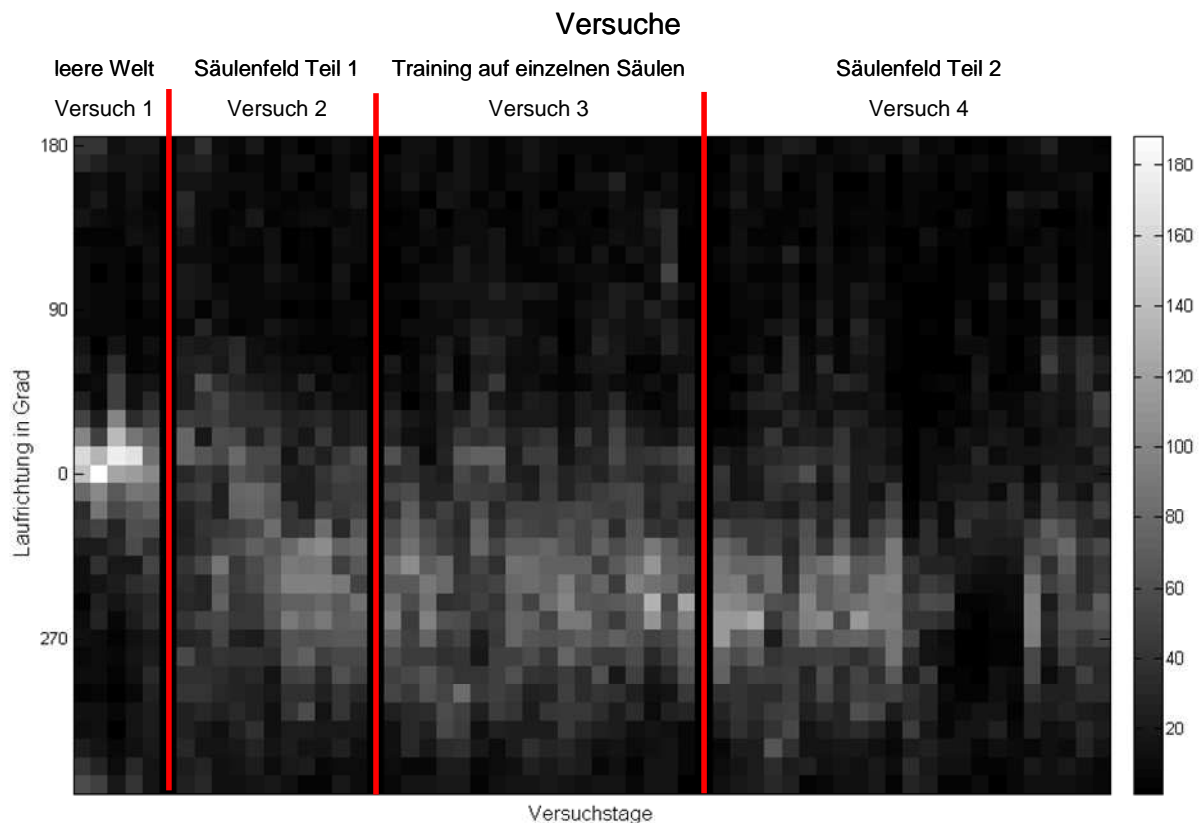


Abb. 3.31: Verteilung der summierten Sektorenwerte

Deutlich sichtbar ist, dass sich nach Beginn der Säulenfeldversuche Teil 1 in der Summe eine Bevorzugung der Richtung um 290° mit einer Streuung der Richtungen um etwa 90° ergibt. Betrachtet man allerdings den Verlauf der Vorzugsrichtung bei einzelnen Tieren, so ist festzustellen, dass die Stabilität dieser Vorzugsrichtung stark variiert. Exemplarisch ist das an den Abbildungen 3.32 für die Ratten 694 und 695 zu sehen (Abbildungen für andere Tiere

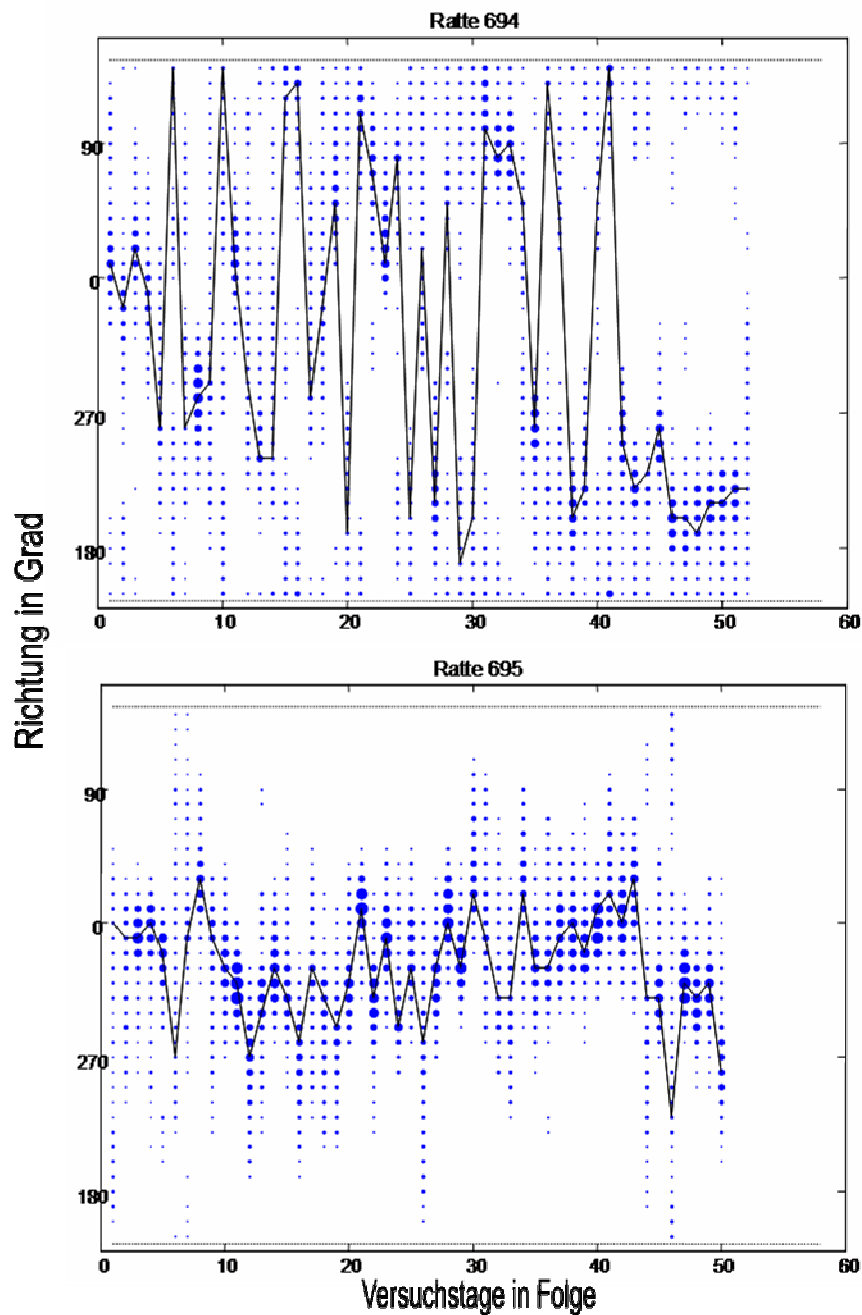


Abb. 3.32: Verteilung der Richtungen der Ratten 694 und 695
mit Kennzeichnung des modalen 40° -Sektors (schwarze Linie)

siehe Anhang C): Während bei Ratte 695 eine stabile Vorzugsrichtung zu sehen ist, die über den betrachteten Versuchszeitraum um ca. 100° schwankt, zeigt sich bei Ratte 694 eine hohe Variabilität der Vorzugsrichtung mit Schwankungen über das gesamte Spektrum von 360° . Die Histogrammwerte der Richtungen über die verschiedenen Versuche, die wie in Abschnitt 3.1 geschildert erstellt wurden, geben diesen Sachverhalt erst im Vergleich zwischen den unterschiedlichen Versuchen wieder (Abb. 3.33): Die Polarhistogramme von Ratte 695 ähneln einander in Ausrichtung und Verteilung sehr, und die angegebenen Modalwerte der

Winkelsektoren weichen nur wenig voneinander ab. Bei Ratte 694 dagegen wechseln die Modalwerte zwischen den Quadranten. Dennoch ergeben sich erkennbare Hauptausrichtungen in den einzelnen Versuchen.

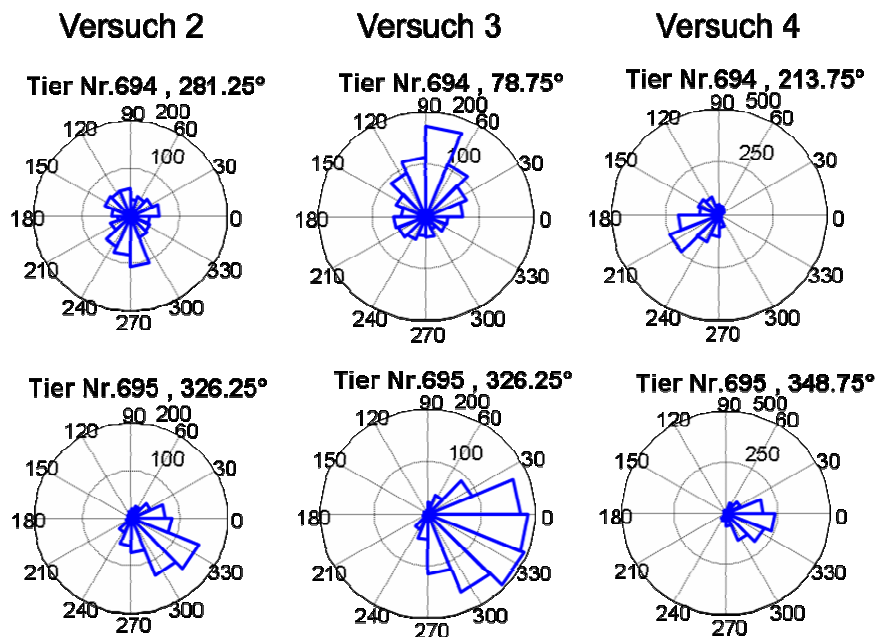


Abb. 3.33: Polarhistogramme der Richtungen, mit Angabe des modalen Sektors in Grad

In Abb. 3.34 ist ein Dichteplot für die Läufe der alten Tiere aus Versuch 1 zu sehen. Im Vergleich zu Abb. 3.32 ist zu sehen, dass die Tiere in der Summe zwar auch eine allgemeine Richtungspräferenz haben, diese Präferenz sich aber zwischen den Sektoren von 350° bis 170° erstreckt, also eine Streuung von 180° hat. Dies ist deutlich mehr, als in den Läufen der jungen Tiere zu finden ist.

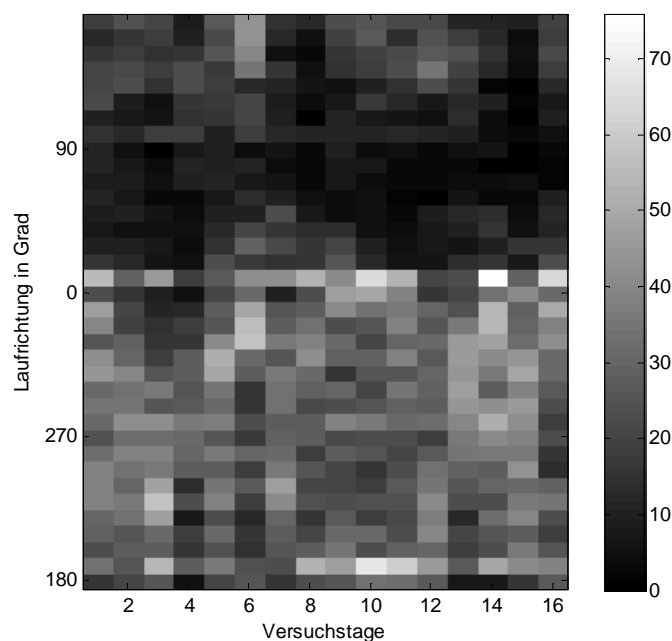


Abb. 3.34: Verteilung der summierten Sektorenwerte der alten Ratten

3.5.2 Säulentraining (Versuche 2 bis 4)

In diesem Abschnitt werden die Mittelwerte über alle Tiere mit ihrer Standartabweichung im Verlauf der Versuche wiedergegeben.

Lauflänge

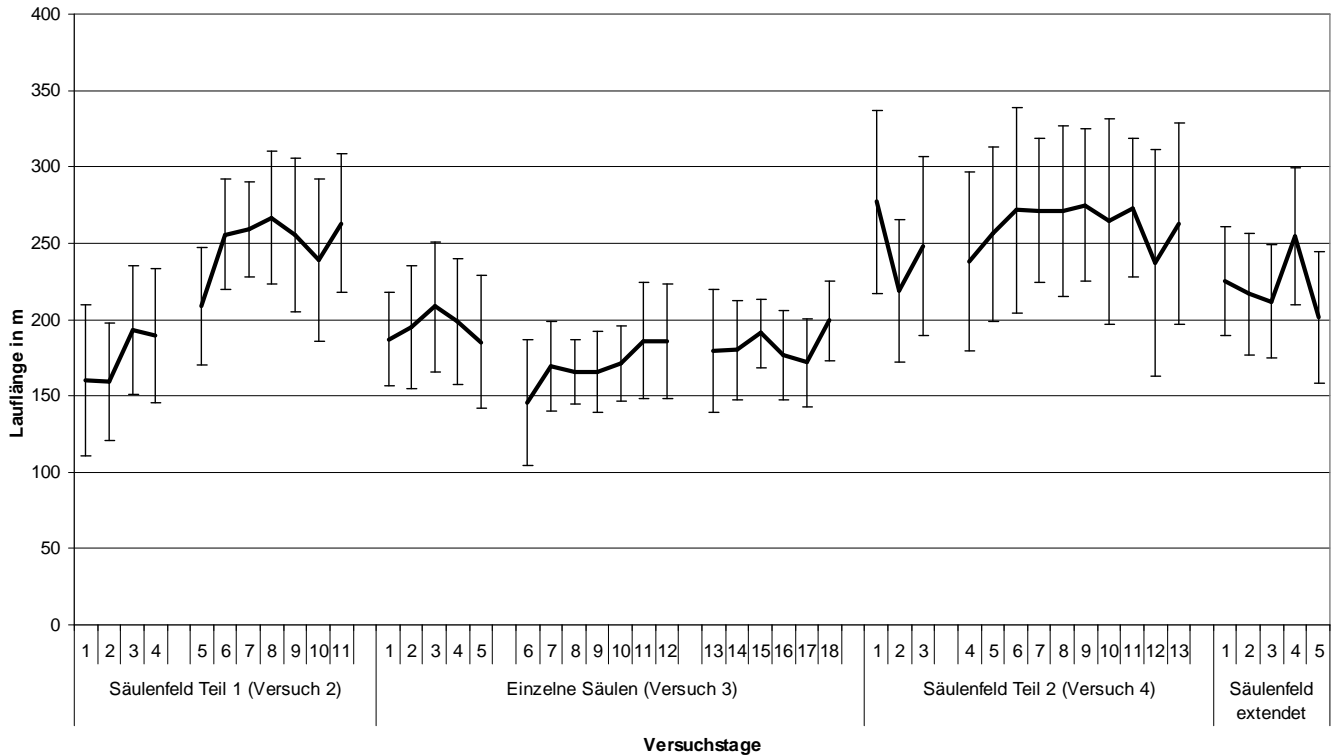


Abb. 3.35: Mittelwert der Lauflänge mit Standartabweichung

Zu Beginn des Säulentrainings, in den Läufen im Säulenfeld (Versuch 2), ist zu beobachten, dass die Ratten lernten, besser mit der Apparatur umzugehen. Dafür spricht das Anwachsen der Lauflänge (Abb. 3.35) bei allen Tieren an den Versuchstagen 1 bis 6.

Mit Beginn des darauf folgenden Versuchs, dem Training auf einzelne Säulen (Versuch 3), verkürzt sich die Lauflänge bei gleich bleibender Versuchsdauer um durchschnittlich 70m und bleibt im Verlauf des Experiments bei diesem Wert. Allerdings ist zu beachten, dass die Versuchsdauer durch die Bestrafungspausen ab Tag 6 verkürzt wurde. Betrachtet man statt der Lauflänge die mittlere Geschwindigkeit der Tiere (Abb.3.36), nachdem man die Verkürzung der Versuchsdauer berücksichtigt hat, bleibt festzuhalten: Die Geschwindigkeit bleibt in diesem Versuch nicht konstant, sondern erhöht sich leicht. Nach Rückkehr ins Säulenfeld steigt die Lauflänge erneut an auf Werte im Bereich der letzten Läufe im Säulenfeld und bleibt anschließend hoch. Auch die Geschwindigkeit erhöht sich in Teil 2 der Säulenfeldläufe. In den Läufen im Anschluss an das Routentraining liegen Geschwindigkeit und Lauflänge wiederum etwas niedriger.

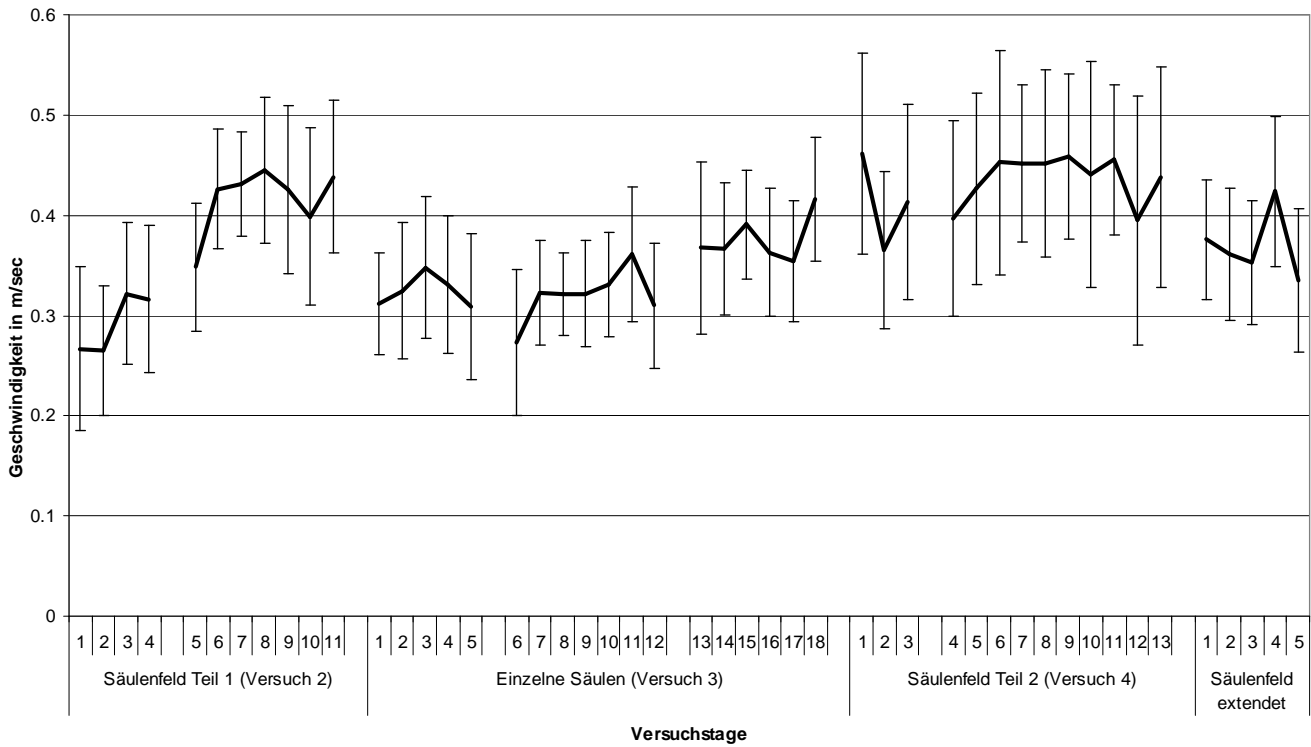


Abb. 3.36: Mittelwert der durchschnittlichen Geschwindigkeit mit Standartabweichung

Belohnungsdichte

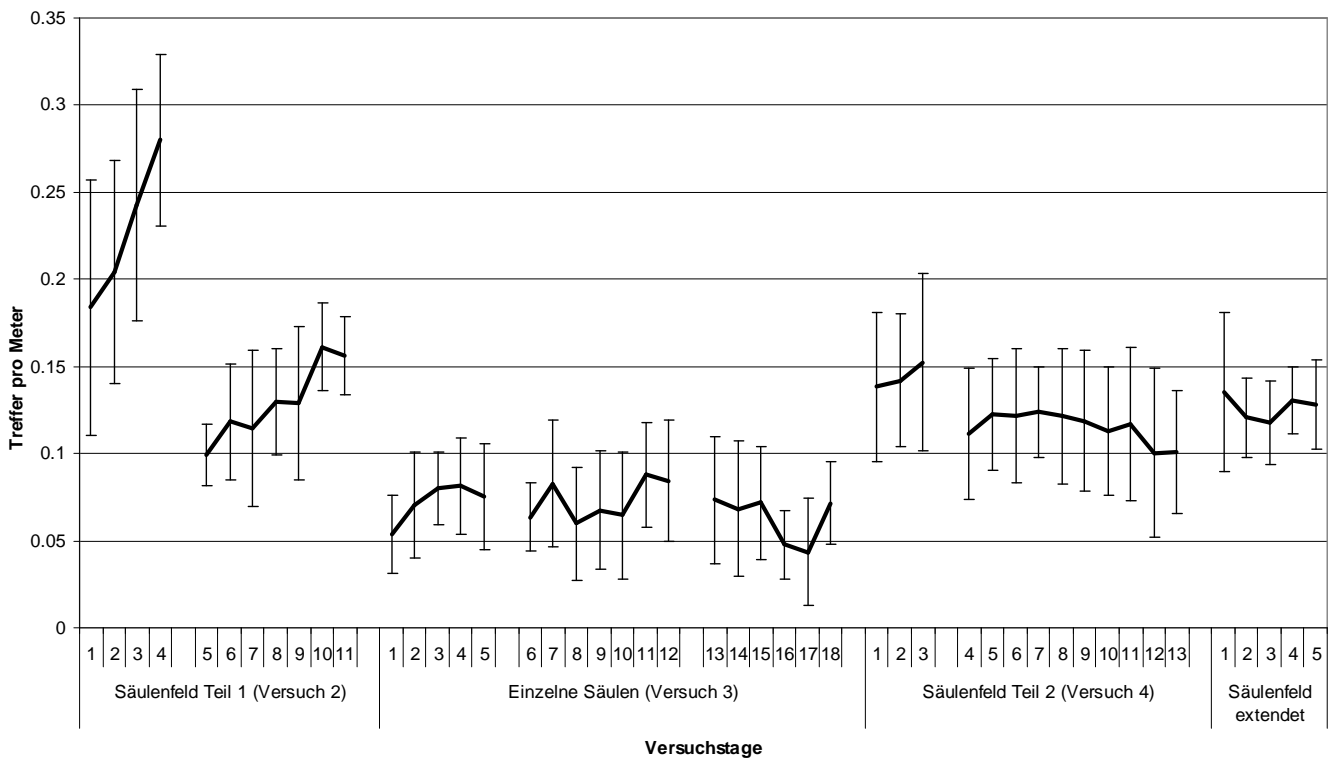


Abb. 3.37: Mittelwert der Belohnungsdichte mit Standartabweichung

Die Belohnungsdichte (Abb. 3.37) ist stark vom Versuchsdesign abhängig; die Belohnungsdichten fallen umso höher aus, je größer die maximal erreichbaren Werte sind. So

ist die Verringerung der Belohnungsdichte von Tag 4 auf Tag 5 der ersten Säulenfeldläufe auf die Halbierung der potentiellen Dichte durch Verdoppelung der Säulenabstands zurückzuführen. Gleiches ist am Absinken der Werte zwischen Tag 3 und 4 der zweiten Runde der Säulenfeldläufe zu beobachten, da hier der Säulenabstand um 25% erhöht wurde. Aufgrund der variablen Säulendichte im Training auf einzelne Säulen (Versuch 3) es ist jedoch davon auszugehen, dass die Säulendichte durch nicht getroffene Säulen deutlich herabgesetzt wird und der durchschnittliche Säulenabstand bei über 5m liegt.

Korridorquote

Die Korridorquoten der Versuche 2 bis 4 zeigen eine Leistungsverbesserung der Tiere. Wie in Abb. 3.38 zu erkennen ist, erzielen die Ratten während des Trainings im Säulenfeld zunehmende Prozentanteile, die sich schließlich in Versuch 4 im Durchschnitt bei 60% stabilisieren. In Versuch 3 erreicht die Korridorquote sehr hohe Werte. Angesichts der absoluten Trefferquote dieser Versuche (siehe Abb. 3.12) lässt sich darauf schließen, dass die verfehlten Säulen in diesem Versuch nicht angesteuert wurden, so dass sie nicht in den Wertungsbereich der Korridorquote fielen. Damit ist die Verringerung der Korridorquote am Übergang von Versuch 3 zu Versuch 4 mit den überhöhten Werten aus Versuch 3 zu erklären. Vergleicht man stattdessen das Ende von Versuch 2 mit dem Beginn von Versuch 4, so ist diese Verringerung nicht festzustellen.

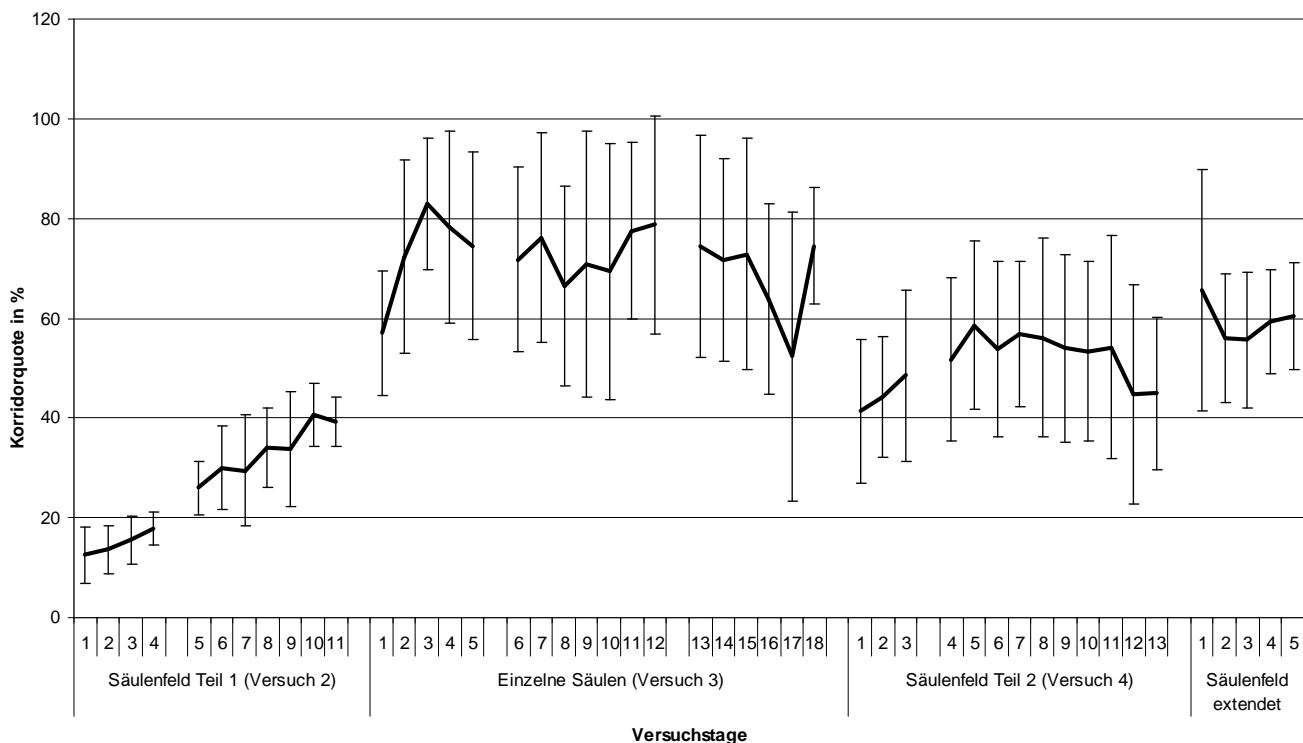


Abb. 3.38: Mittelwert der Korridorquote mit Standardabweichung

3.5.3 Routenläufe (Versuche 5 und 6)

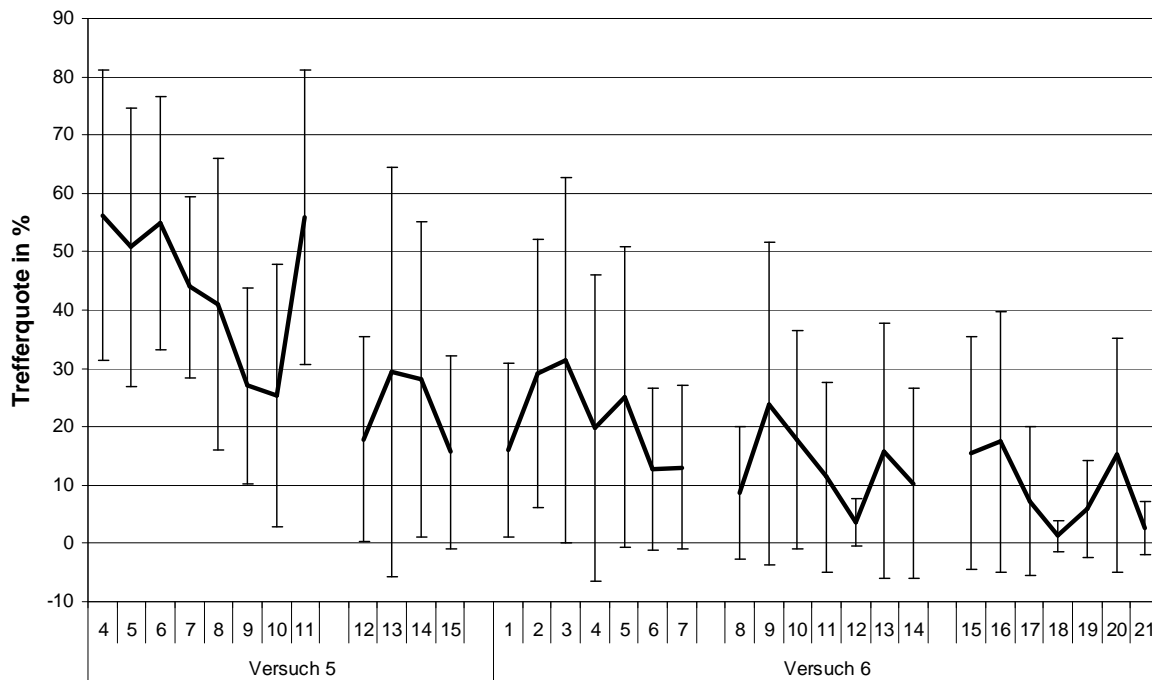


Abb. 3.39: Mittelwert der Trefferquote mit Standardabweichung

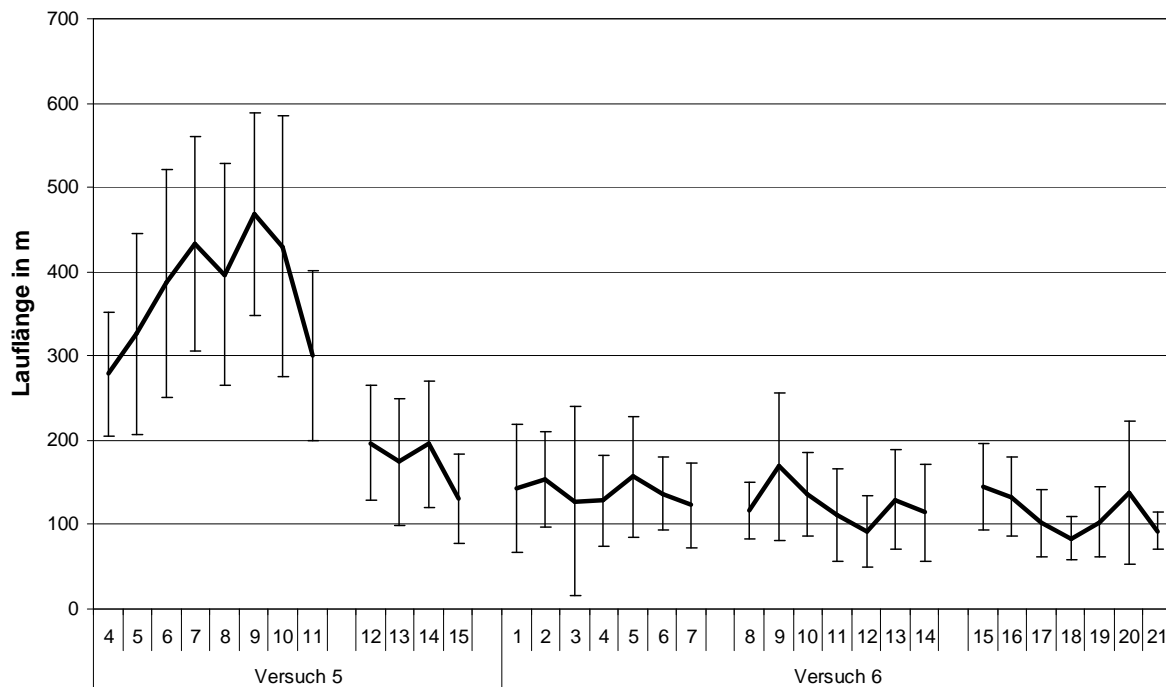


Abb. 3.40: Mittelwert der Lauflänge mit Standardabweichung

Betrachtet man den Verlauf der Trefferquote über die Versuche 5 und 6 (Abb. 3.39), so ist festzustellen, dass diese beständig sinkt. Die Leistungen der Ratten gehen von Beginn des Routentrainings kontinuierlich zurück. Die Lauflänge (Abb. 3.40) ist bis Tag 11 von Versuch

5 deutlich erhöht: Dies ist auf die offene Versuchsdauer während dieser Läufe zurückzuführen. Betrachtet man die durchschnittliche Geschwindigkeit (Abb. 3.5.11) der Ratten, verschwindet der Unterschied zwischen Tag 11 und Tag 12. Ab Tag 12 von Versuch 5 sinkt die mittlere Geschwindigkeit der Tiere. In Versuch 6 zeigen sich stabile Mittelwerte auf niedrigem Niveau bei etwa 2,6m/s.

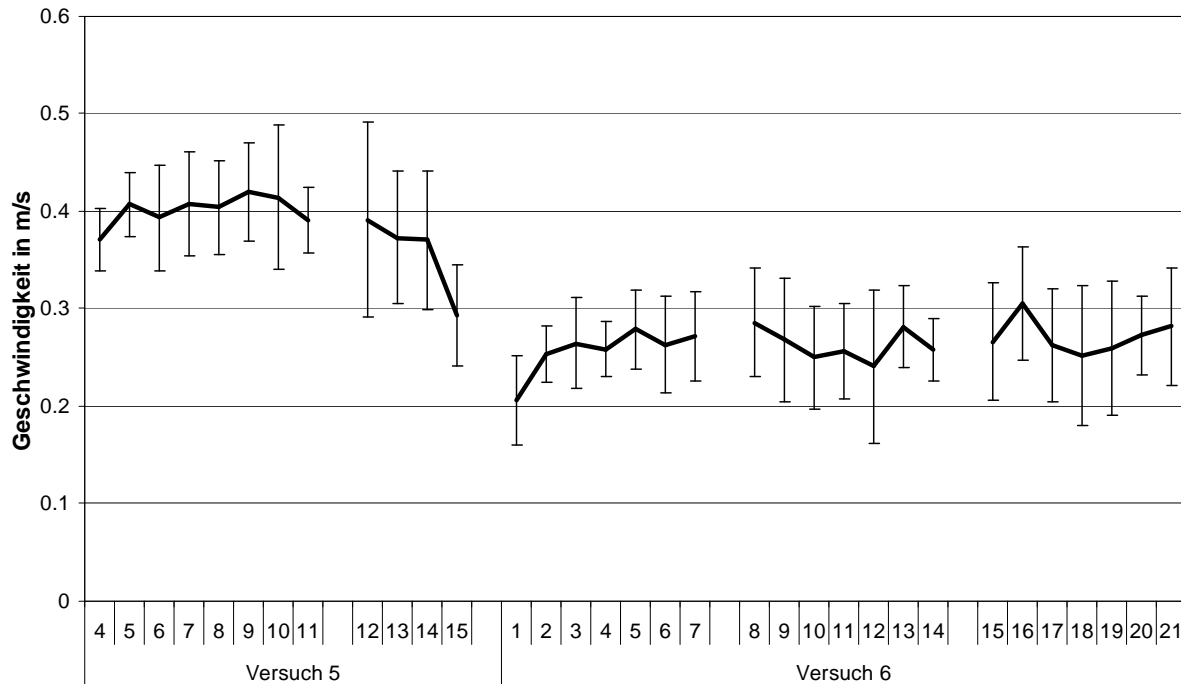


Abb. 3.41: Mittelwert der durchschnittlichen Geschwindigkeit mit Standardabweichung

Für die Routenläufe wurden zusätzlich zu diesen Parametern, die den gesamten Lauf betrachten, weitere Daten berechnet, die die Leistungen der Tiere in den Teilstrecken der Route beschreiben. Folgende Kriterien werden für die Daten angewendet:

- a) die Trefferquote in der Teilstrecke lag bei mindestens 50% und
- b) mindestens 4 Werte mussten für eine Teilstrecke vorliegen.

Erfüllten die Daten diese Kriterien, so wurde für jedes Tier und jede Teilstrecke ein Mittelwert gebildet. Diese Mittelwerte sind in Abb. 3.42 und 3.43 zu sehen. Hier ist festzustellen, dass für Versuch 5 mehr solche Mittelwerte vorliegen (Abb. 3.42). Dies hängt damit zusammen, dass die allgemeine Trefferquote der Tiere von Versuch 5 nach Versuch 6 zurückging. Die Trefferquote in den Teilstrecken hat in Versuch 5 in der Teilstrecke 4 ein lokales Minimum. Auch in Versuch 6 (Abb. 3.43) geht die Trefferquote der Teilstrecken in Teilstrecke 4 zurück. Dies ist in Verbindung mit der Häufigkeit, dass in Teilstrecke 4 eine Ratte ihre letzte Säule in ihrem Lauf trifft, ein Hinweis darauf, dass es den Ratten schwerer fiel, auf Teilstrecke 4 gute Leistungen zu erzielen, als auf anderen Teilstrecken.

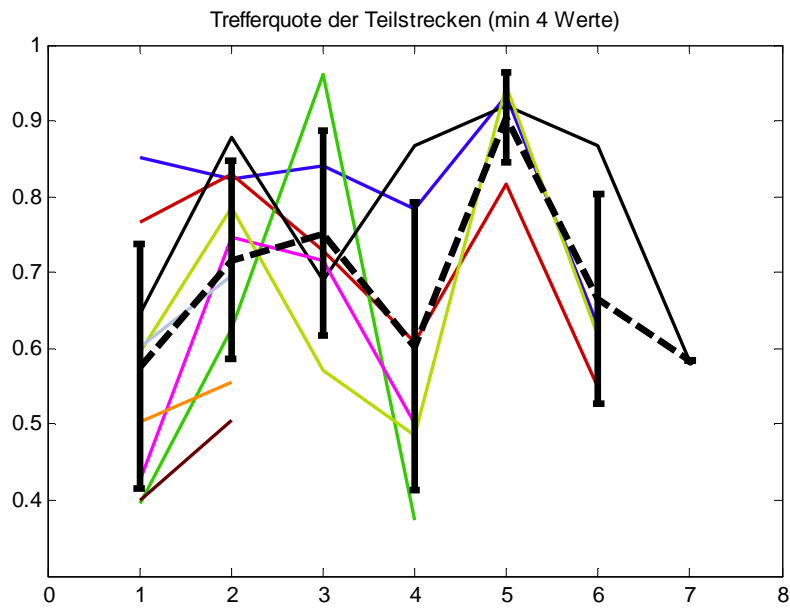


Abb. 3.42: Trefferquote der Teilstrecken in Versuch 5

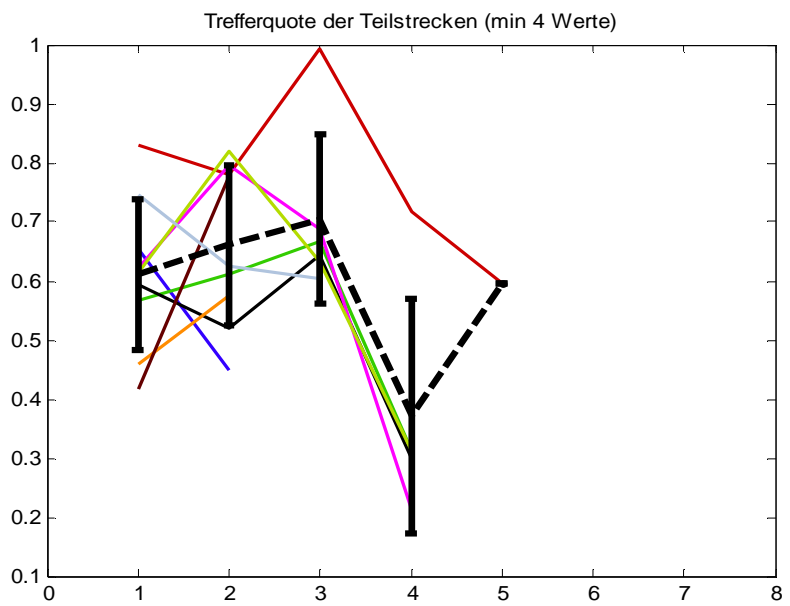


Abb. 3.43: Trefferquote der Teilstrecken in Versuch 6

4. Diskussion

Motivation ist nach Gahr (1996) als jener Einfluss, der ein Tier dazu veranlasst, sich unter gleichen Reizbedingungen unterschiedlich zu verhalten. Darauf aufbauend kann man Verhalten in drei Ebenen gliedern: Die Reizwahrnehmung und –verarbeitung durch die Sensorik, die innere Handlungsbereitschaft oder Motivation und die Reaktion oder Verhaltensantwort durch die Motorik. Im Folgenden soll das VR-System anhand dieser Gliederung untersucht werden.

4.1. Sensorik und Sensorische Information

Ratten sind nacht- und dämmerungsaktive Tiere, ihre Augen sind hauptsächlich mit lichtempfindlichen Stäbchen und kaum mit den weniger empfindlichen Zapfen ausgestattet, deswegen kann man bei ihnen nicht von chromatischem Sehen ausgehen. Ihre Retina besitzt keine Fovea centralis und somit kein Zentrum besonders scharfer visueller Wahrnehmung. Das Auflösungsvermögen des Rattenauges beträgt 1° , in der Fovea des Menschen dagegen bis zu 0.01° (Prusky & Douglas 2005). Ratten sind also in Hinsicht auf visuelle Wahrnehmung nicht besonders gut ausgestattet. Das in dieser Arbeit vorgestellte VR-System arbeitet jedoch mit visuellen Stimuli. Sein Projektionssystem (siehe Abschnitt 2.1.1) bedeckt die vollständige horizontale und den größten Teil der vertikalen Ausdehnung des Sichtfelds der Ratten. Die vertikale Ausdehnung wird vor allem durch andere funktionelle Komponenten des Systems begrenzt: Nach unten durch den Laufkompensator, nach oben durch das Projektionssystem mit seinen Spiegeln. Aber auch andere, kleinflächige Teile sind im Inneren des VR-Systems sichtbar und stören potentiell die optische Simulation der virtuellen Umgebung: Das Gestänge, an dem der Winkelmesser und somit auch die Ratte befestigt ist, die Halterung der Spiegel und des Projektors, und die Schatten des Datenkabels und des Belohnungsschlauchs.

Ratten hören Töne in einem Frequenzbereich zwischen 250 Hz und 80 kHz (Kelly & Masterton 1977). Damit nehmen Ratten auch hochfrequente auditive Stimuli wahr, die jenseits der Wahrnehmungsschwelle des Menschen liegen. Das VR-System bietet den Ratten kaum hörbare, sinnvolle Stimuli: Lediglich bei Belohnung wurde ein spezieller Ton abgespielt. Alle anderen auditiven Reize sind dagegen als Störquellen der Simulation anzusehen. Dabei spielt vor allem die Pressluftzufuhr für den Laufkompensator eine Rolle. Dass die Tiere sich an dieser Schallquelle und damit an der Laborumgebung orientieren konnten, lässt sich nicht ausschließen.

Taktile Reize werden von Ratten dagegen gerne genutzt. Vor allem ihre Tasthaare an der Schnauze, die Vibrissen, liefern ihnen Informationen über die Beschaffenheit ihrer Umwelt (Dyck 2005). Sie nutzen diese Informationen auch zur Orientierung und ziehen das Laufen an Wänden entlang dem über offene Flächen vor. Auf der Rattenkugel wird ihnen dagegen wenig taktile Information geboten, diese ist auf den Kontakt zur Laufkugel beschränkt, die sie mit ihren Vibrissen, aber auch mit Sensoren in den Pfoten wahrnehmen können. Senkrechte Flächen allerdings können sie in der virtuellen Welt nicht zur Orientierung benutzen. Durch das spezielle Design der Säulenobjekte mussten deswegen sensorische Konflikte zwischen taktilen und visuellen Sinnessystemen vermieden werden. Ein weiterer taktiler Störfaktor dürfte die Halterung mit der Lederjacke sein, die die Tiere während der Versuche tragen mussten. In der Gewöhnungsphase vor dem Einsatz auf der Rattenkugel war allerdings zu beobachten, dass sie nach einiger Zeit in Bekleidung kein außergewöhnliches Verhalten mehr zeigten, z.B. besonders erhöhte oder verminderte Aktivität. Während der Bekleidung sträubten sie sich dagegen bis zuletzt und versuchten nach Möglichkeit, sich aus der Jacke herauszuwinden.

Olfaktorische Reize spielen für Ratten, besonders auch in der innerartlichen Kommunikation, eine große Rolle. (Slotnick et al. 2005). Sie markieren ihr Territorium und erkennen Verwandte am Geruch. Auf der Rattenkugel wurde den Tieren keine Geruchsinformation geboten; vielmehr konnte nicht ausgeschlossen werden, dass die Tiere den Geruch jener Tiere wahrnahmen, die vor ihnen in der Apparatur gelaufen waren. Weil die Kugel jedoch dauernd rotierte, kann zumindest ausgeschlossen werden, dass sich aus Kot und Urinspuren der Ratten sinnvolle Richtungsinformationen ergaben.

Zuletzt bleiben noch propriozeptive und vestibuläre Sinnessysteme zu besprechen. Die Tiere müssen für die Beschleunigung der Kugel eine Kraft aufbringen, die $\frac{2}{3}$ des Gewichts der Kugel entspricht (Dahmen 1980). Im Idealfall müsste das Gewicht der Kugel etwa dem 1,5fachen Körpergewicht der verwendeten Ratten entsprechen, dann würde die Kraft, die die Ratte zur Rotation der Kugel aufbringt jener entsprechen, die sie aufbringen müsste, um sich mit der gleichen Beschleunigung durch den realen Raum zu bewegen. Da die verwendete Polystyrolkugel allerdings nur 400g schwer ist, die Ratten dagegen um die 350g wogen, war die Kugel etwas zu leicht. Aus der Fixierung der Ratte über der Kugel ergibt sich außerdem eine erhebliche Beeinträchtigung des vestibulären Inputs: Im Gegensatz zur realen Welt ergeben sich durch Änderungen der Translationsbewegung der Ratte keine wahrnehmbaren Beschleunigungen. Lediglich Drehbeschleunigungen um die Vertikalachse können im Vestibularsystem der Ratte entsprechende Sinneswahrnehmungen auslösen. Das verwendete VR-System benutzt also für seine Simulation vor allem visuelle Stimuli, während die Ratten

jedoch eher taktile oder olfaktorische Reize zur Orientierung verwenden. Die virtuelle Welt ist also für Ratten eher untypisch und defizitär. Die Immersion des Systems ist für Ratten wahrscheinlich gering.

4.2 Motorik und Verhaltensantwort

Das mögliche Repertoire, mit dem die Ratten in der Kugelapparatur auf die simulierte, virtuelle Welt reagieren können, ist beschränkt. Sie können laufen und sich auf der Kugel drehen, was als Verhaltensantwort automatisch gemessen und aufgezeichnet wird. Darüber hinaus interagieren sie mit dem Belohnungssystem und können in geringem Maß ihre Körperhaltung verändern, bspw. aufrichten. Für die Versuche spielten die Richtungswahl mittels Rotation um die eigene Achse und die Translation durch Bewegen der Styroporkugel eine Rolle. Aus diesen Verhaltensweisen ließen sich virtuelle Spuren der Tiere berechnen und davon abgeleitet jene Parameter, die in Kapitel 3 erwähnt werden. Für eine Einschätzung der Immersion des VR-Systems ist es nötig, Maßzahlen zu finden, die die Interaktion der Ratten speziell mit der virtuellen Umgebung beschreiben.

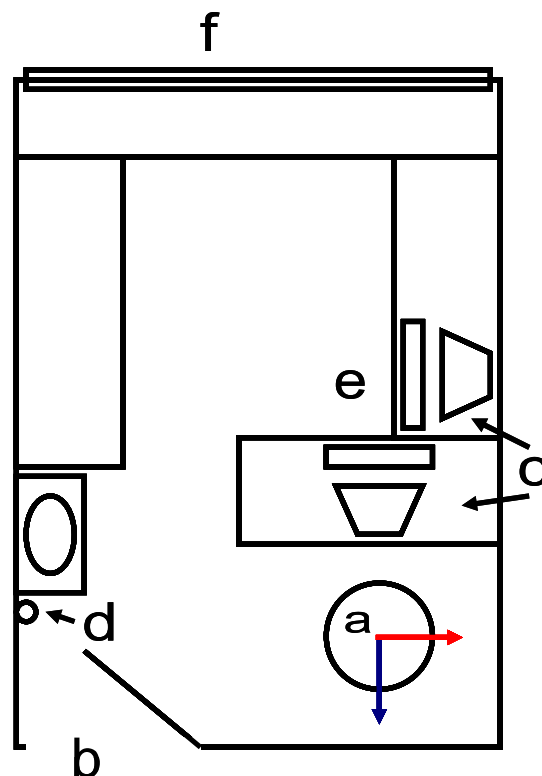
Die *Lauflänge* und die *durchschnittliche Geschwindigkeit* steigen in den ersten Tagen von Versuch 2 mit den jungen Ratten an. Dieser Anstieg ist als Gewöhnung der Ratten an das VR-System zu deuten und die Lauflänge somit als Maß für eine solche Gewöhnung. Allerdings lässt sich nicht sagen, auf welcher Ebene des eingangs erwähnten Verhaltensschemas diese Anpassung stattfindet. Beispielsweise könnten hierbei Veränderungen in der Benutzung des Laufkompensators große Unterschiede ausmachen. Insofern sind diese Größen unspezifisch und von geringer Aussagekraft. Die *Belohnungsdichte* ist als Maßzahl zur Einschätzung der Leistungen der Tiere im VR-Design besser geeignet: Als Quotient aus Trefferzahl und Lauflänge gibt sie Auskunft über die Effizienz des Verhaltens der Tiere. Erhält eine Ratte mehr Treffer bei gleich bleibender Laufleistung, so steigt die Belohnungsdichte an. Auch die Belohnungsdichte steigt in den Versuchen 2 und 4 an. Allerdings ist sie stark vom durchschnittlichen Säulenabstand abhängig. Dieser muss bei ihrer Verwendung berücksichtigt werden, woran sich der Nachteil dieser Maßzahl zeigt: Zur Einschätzung der Leistung der Tiere werden Durchschnittswerte der virtuellen Welt verwendet, nicht die konkrete Umgebung, durch die sich die Ratte bewegt hat. Anders verhält es sich dagegen mit der *Korridorquote*, die die Trefferquote in einem Korridor von 3m um die Spur der Ratte angibt. Das durch sie dargestellte Verhältnis bezieht sich nicht auf allgemeine Werte der virtuellen Welt, sondern konkret auf das Verhalten des Tiers in seiner individuellen Situation. Auch die Korridorquote stieg während der

Säulenfeldversuche an und belegt somit die Anpassung der Verhaltensantwort an das VR-System.

In den Versuchen zum Routenlernen (Versuche 5 und 6) ist vor allem die *Trefferquote* der Tiere ein gutes Maß für ihre Leistung im VR-System. Die Tiere zeigten anfänglich gute, mit der Zeit aber sinkende Leistungen. Zu Beginn von Versuch 5 erreichten fast alle Tiere Werte von über 70% - was bedeutet, dass die Tiere 5 der 7 Teilstrecken nahezu fehlerfrei durchlaufen mussten. Man kann davon ausgehen, dass die Ratten nicht zufällig derart hohe Trefferquoten erzielten, sondern durch zielgerichtetes Verhalten. Damit ist ausgeschlossen, dass ein grundsätzliches Unvermögen hinter dem Defizit steckt, das die Ratten in diesem Versuchsparadigma zeigen. Das heißt, es ist auszuschließen, dass die Tiere die Säulen nicht sahen. Außerdem waren sie in der Lage, passendes Verhalten zur Lösung der ihnen gestellten Aufgabe zu zeigen. Eine grundsätzliche Überforderung der Tiere mit der Aufgabe ist ebenfalls nicht anzunehmen, würde diese doch gleich zu Beginn des Versuchs zu einer niedrigen Anfangsleistung führen.

Abb. 4.1: Grundriss des Versuchslabors

a) Rattenkugel, roter Pfeil: Y-Achse, 90°-Richtung, blauer Pfeil: X-Achse, 0°-Richtung
 b) Tür des Labors
 c) Computer des VR-Systems
 d) Auslass der Pressluft
 e) Standort des Experimentators
 f) Fenster des Laborraums (während der Experimente verdunkelt)



Die Existenz einer Vorzugsrichtung bedeutet, dass sich die Ratten zum Teil an der realen Laborumgebung und nicht an der simulierten Welt orientierten. Dies belegt ein Defizit an Immersion der virtuellen Umgebung. Nachdem die Vorzugsrichtung für die Versuche 1 bis 4 ausgewertet wurde, zeigt sich, dass trotz der sich verbessernden Leistung der Tiere das eingesetzte VR-System nicht perfekt auf sie abgestimmt ist. Außerdem deutet die hohe Übereinstimmung der Vorzugsrichtung der jungen Ratten darauf hin, dass sie die gleichen Stimuli dazu verwendeten. In der Richtung von 330° ihres Systems befindet sich, wie in

Abbildung 4.1 zu sehen ist, die Tür des Laborraums – die während der Läufe eine temporäre Quelle von Licht und Geräuschen darstellte. In unmittelbarer Umgebung zur Tür findet sich aber auch der Auslass für die Pressluft, mit der die Kugel in Schwebelage gehalten wurde. Auch diese diente, wie in Abschnitt 4.1 beschrieben, als eine ergiebige Lärmquelle. In jener Richtung befand sich auch der Käfig, mit dem die Ratten in den Laborraum gebracht wurden. Und schließlich wurden die Ratten aus jener Richtung auch auf die Kugel gesetzt. Die ebenfalls in Abschnitt 4.1 beschriebenen sichtbaren, unbewegten Bauteile des VR-Systems können die Orientierung an diesen "Landmarken" außerhalb der simulierten Welt unterstützt haben.

Die Vorzugsrichtung mag auch einen Einfluss in den Routenläufen (Versuch 5 und 6) gezeigt haben, nämlich an den unterschiedlichen Leistungen der Tiere auf den einzelnen Teilstrecken.

Die schlechtere Trefferquote auf Teilstrecke 4 (siehe Abb. 3.42) kann damit zusammenhängen, dass die Tiere beim Lauf auf den Teilstrecken 1 bis 3 einer vorgegebenen Richtung folgten, die etwas von der Vorzugsrichtung abwich, welche in das Versuchsdesign eingearbeitet war. Die Ausrichtung der Teilstrecke 4 würde sich deutlich von dieser neuen, mittleren Richtung unterscheiden. Dies würde auch die erhöhte Häufigkeit erklären, mit der die Ratten zu Beginn von Teilstrecke 4 den Säulenparcours verließen (Abb. 3.30).

4.3. Motivation

Motivation ist in dem eingangs erwähnten Schema jene Ebene des Verhaltens, die ausschließlich im Inneren der Tiere zu finden ist und sich der direkten Beobachtung entzieht. Deswegen lässt sich von Motivation auf zwei Arten sprechen: Motivation als Bereitschaft zu bestimmten, definierten Handlungen – zum Beispiel Motivation zu graben oder zu laufen. Oder die Motivation als Repräsentation einer durch äußere Einflüsse hergestellten Handlungsbereitschaft wie Hunger oder Durst. Während nach der ersten Bedeutung sich für jedes beobachtbare Verhalten eine eigene Motivation definieren ließe, sind für die zweite Bedeutung nur relativ wenige, aber klar abgegrenzte Handlungsbereitschaften zu denken, die den Grundbedürfnissen des Tieres entsprechen dürften. Die zweite Bedeutung scheint einem realen Phänomen auf Basis neuronaler und hormoneller Systeme eher angemessen zu sein.

Die Motivation zu bestimmten Aktivitäten ist als ein Zusammenspiel unterschiedlicher Motivationszustände zu verstehen, die hierarchisch organisiert sind (Baerends 1976). Die beschriebenen Versuche lassen sich als operante Konditionierung auffassen, da die Ratten lernen mussten, durch bestimmtes Verhalten Belohnungen zu erhalten. Die Motivation, das

entsprechende Verhalten zu zeigen, wird durch die Erfüllung von Bedürfnissen des Tiers, den Belohnungen, erhöht. Folglich wird bei der Konditionierung der Tiere vorausgesetzt, dass die Belohnung motivierend auf ihr Verhalten wirkt. Hierbei spielt auch die Erfahrung der Tiere eine Rolle: Sie müssen erfahren haben, dass eine Belohnung ihren Drang nach Nahrung befriedigt, bevor eine Futterdeprivation eine Verstärkung des belohnten Verhaltens bewirkt (Dickinson & Dawson 1989). Eine Belohnung mit Zuckerwasser wird also erst dann durch den Hunger des Tieres attraktiv, wenn sie erlebt haben, dass diese Belohnung zur Stillung ihres Hungers geeignet ist.

Um festzustellen, welche Rolle die Belohnung als Motivationsanreiz für das Verhalten der Ratten hatte, wurde Versuch 6 durchgeführt. Dabei wurde deutlich, dass es große interindividuelle Unterschiede gibt – aber keine Unterschiede zwischen den verschiedenen Belohnungsarten. Dieses Ergebnis ist bemerkenswert. Nach Spector & Smith (1984) konsumieren Ratten, bei freiem Zugang zu Trinkwasser und Futter, mehr Zuckerwasser bei einer Konzentration von 0,25mol/l als bei geringeren oder höheren Konzentrationen. Gleichzeitig fanden aber alle getesteten Saccharoselösungen von 0,1 bis 1 mol/l stärkeren Zuspruch als reines Wasser. Folglich verstärkt der Zusatz von Zucker bei Ratten die Bereitschaft, Flüssigkeit aufzunehmen. Unter Futterdeprivation fand Davis (1973) eine positive Korrelation zwischen der Häufigkeit, mit der Ratten an einer Trinkvorrichtung leckten, und der Zuckerkonzentration für Werte zwischen 0mol/l und 1mol/l. Außerdem stellte er einen Zusammenhang zwischen der Dauer der Deprivation und der Leckhäufigkeit fest: Nach 45 Minuten Futterentzug fand er ein Minimum der Häufigkeit, das nach 90 Minuten allerdings vollständig kompensiert war. Diesen Versuchen zufolge ist also davon auszugehen, dass Ratten Flüssigkeiten mit einer höheren Zuckerkonzentration gegenüber niedrigen Konzentrationen bevorzugen, zumal gegenüber reinem Wasser. Im Belohnungsversuch (Versuch 6) wurden zwei Zuckerlösungen und Wasser als Belohnung getestet: Die verwendeten Zuckerlösungen sind mit 0,73mol/l und 1,45mol/l mit den beschriebenen Versuchen vergleichbar. Die Tiere wurden täglich nach dem Versuch gefüttert, und die Diät, die die Nahrung auf 20g pro Ratte beschränkte, führte dazu, dass die Tiere ihre Futtermenge meist innerhalb von einer Stunde verzehrten. Somit ist davon auszugehen, dass die Tiere zum Zeitpunkt ihres Laufes nicht nur 3 Stunden ohne Wasser, sondern auch mindestens 20 Stunden ohne Futter auskommen mussten. Unter diesen Gesichtspunkten führt das Ergebnis von Versuch 6 zur Schlussfolgerung: Die Belohnungen hatten zum Zeitpunkt von Versuch 6 keinen Einfluss auf die Motivation der Ratten, die ihnen gestellte Aufgabe zu lösen. Andere Motivationszustände müssen also für die Abnahme der

Leistung verantwortlich sein, da weder die Simulation noch die Möglichkeiten zum Verhalten sich veränderten.

Einer dieser Zustände ist ein Drang zu explorativem Verhalten. Diese Handlungsbereitschaft ist von großer Bedeutung für Ratten. Selbst in depriviertem Zustand lösen neue, unbekannte Objekte ein Explorationsverhalten aus, auch wenn ihnen gleichzeitig Futter oder Wasser angeboten wird. (Montgomery 1953, Bell 1991). Zudem wurde ein Rückgang der Nahrungsaufnahme festgestellt, wenn neue Objekte in der Umgebung des Tiers auftraten. Der Effekt ist größer, wenn mehrere unbekannte Objekte eingebracht werden (Chance & Mead 1955). Auch kann es für Ratten eine Belohnung darstellen, eine neue Umgebung erkunden zu können (Montgomery 1954). Außerdem zeigte Montgomery (1951), dass die Bereitschaft zur Exploration mit der Größe des verwendeten Labyrinths sowie mit der Zeit wächst, in der Ratten einen Bereich nicht besucht haben. Und nicht zuletzt neigen Ratten dazu, zufällig ihre Richtungen zu verändern, wenn sie durch ein Labyrinth laufen (Montgomery 1951). Wenn die Motivation, die Umgebung zu erkunden, einen so hohen Stellenwert in der Hierarchie der Motivationszustände hat und ein so grundlegendes Bedürfnis der Tiere ist, so ist davon auszugehen, dass sie auch für die Versuche in der virtuellen Umgebung eine Bedeutung hat. Der Rückgang der Leistung in den Versuchen 5 und 6 könnte folgendermaßen erklärt werden:

Nachdem die Tiere öfter dem Säulenparcours gefolgt waren, kannten sie diese Strecke bereits. Die weitere Umgebung dürfte deswegen zunehmend das Interesse der Tiere geweckt haben, zumal diese einen viel größeren Raum in der virtuellen Umgebung einnimmt. Somit hätte die Bereitschaft, dem Säulenverlauf zu folgen, gegenüber der Bereitschaft, die Peripherie der virtuellen Umgebung zu erkunden, abgenommen. Es wäre besser, eine Umgebung zu schaffen, die es den Tieren ermöglicht, auf verschiedenen Wegen an dieselben Orte zu gelangen. Da sie das Bestreben haben, von einem gewohnten Kurs abzukommen, hätten sie in einem solchen Paradigma, nachdem sie eine mögliche Route verlassen haben, die Möglichkeit, trotzdem dorthin zu gelangen, wenn auch auf einem anderen Weg. Und außerdem könnte in einem solchen Paradigma untersucht werden, ob die Tiere unterschiedliche Routen zu denselben Orten finden könnten.

In folgenden Versuchen wäre es hilfreich, sich näher mit dem Explorationsverhalten der Ratten in dem VR-System zu beschäftigen. Notwendig wäre hierfür, gelegentlich neuartige Stimuli und verschiedene, belohnte Verhaltensmöglichkeiten in die virtuelle Umgebung einzubauen, um zu verhindern, dass sich die Ratten zunehmend mit anderen Teilen des VR-Designs beschäftigen, die für den Versuch bedeutungslos sind.

4.4 Schlussfolgerung

In der vorliegenden Arbeit wurde gezeigt, dass Ratten sichtbare Objekte in einer virtuellen Umgebung ansteuern können. Damit wurden die Ergebnisse von Hölscher et al. (2005) bestätigt. Durch die pseudo-randomisierte Anordnung der Säulen wurde zudem, anders als in vorherigen Versuchen, ausgeschlossen, dass Leistungsverbesserungen durch besonders geradliniges Laufen auf der Kugel erzielt werden konnten.

Weiterhin wurde gezeigt, dass Ratten auch über lange Strecken hinweg sich nach optischen Stimuli ausrichten konnten, dass sie allerdings im Verlauf eines solchen Trainings keine konstanten oder steigenden Leistungen erbringen. Schließlich wurde belegt, dass die Belohnung keinen Einfluss auf diesen Rückgang hatte. Folglich müssen andere Motivationszustände für dieses Verhalten der Ratten verantwortlich sein.

Die Immersion des verwendeten VR-Systems ist nicht perfekt. Da die Ratten dennoch gute Anpassungsfähigkeit in den Versuchen zeigten, ist sie aber auch nicht als sehr gering einzustufen.

5. Literaturverzeichnis

Baerends G.P. (1976): The functional organization of behaviour. *Animal Behavior* (24), S. 726-738

Bell W.J. (1991): Searching behaviour. The behavioural ecology of finding resources. Chapman and Hall Animal Behaviour Series, Chapman and Hall, London.

Bennett A.T.D. (1996): Do animal have cognitive maps? *Journal of Experimental Biology* (199), 219–224

Bilkei-Gorzó A., Gyertyán I. & Lévy G.: mCPP-induced anxiety in the light-dark box in rats - a new method for screening anxiolytic activity. *Psychopharmacology* (1998) 136 : S.291-298

Brown J.S., Kalish H.I. & Farber I.E.: Conditioned fear as revealed by magnitude of startle response to an acoustic stimulus. *Journal of Experimental Psychology* 41 (1951), S. 317–328

Chance M.R.A & Mead A.P. (1955): Competition between feeding and investigation in the rat. *Behaviour* (8), S. 174-181

Dickinson A. & Dawson G.R. (1989): Incentive learning and the motivational control of instrumental performance. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* (41), S. 99-112

Dyck R.H. (2005) Vibrissae. in: Whishaw, I.Q., Kolb, B. (Hrsg.): *The Behavior of the Laboratory Rat: A Handbook with Tests*, Oxford University Press 2005, Kapitel 8 S. 81-89

Gaffan E.A. & Eacott M.J. (1995): A computer-controlled maze environment for testing visual memory in the rat. *Journal of Neuroscience Methods* (60), S. 23-37

Gahr, M. (1996): Neuronale Grundlagen von Motivation und Emotion. In: Dudel J., Menzel R. & Schmidt R.F. (Hrsg.): *Neurowissenschaft. Vom Molekül zur Kognition*. Springer-Verlag Berlin 1996. Kapitel 22, S. 463-484

Gould J.L. (1986): The locale map of honey bees: Do insects have cognitive maps? *Science* (232), S. 861-863

Hölscher C., Schnee A., Dahmen H., Setia L & Mallot, H.A. (2005): Rats are able to navigate in virtual environments. *Journal of Experimental Biology* (208), S. 561-569

Kelly J.B. & Masterton B. (1977): Auditory sensitivity of the albino rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* (91) S. 930-936.

Krijn M., Emmelkamp P. Olafsson R.P. & Biemond R. (2004): Virtual reality exposure therapy of anxiety disorders: a review. *Clinical Psychology Review* (24), S. 259-281

Logothetis N.K., Pauls J. & Poggio L. (1995) Shape representation in the inferior temporal cortex of monkeys. *Current Biology* (5): 552-563.

Montgomery K.C. (1951): The relation between exploratory behaviour and spontaneous alternation in the white rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* (44), S. 582-589

Montgomery K.C. (1953): The effect of the hunger and thirst drives upon exploratory behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* (46), S.315-319

Montgomery K.C. (1954): The role of the exploratory drive in learning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* (47), S.60-64

Morris R.G.M. (1981): Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation* (12): 239 – 260

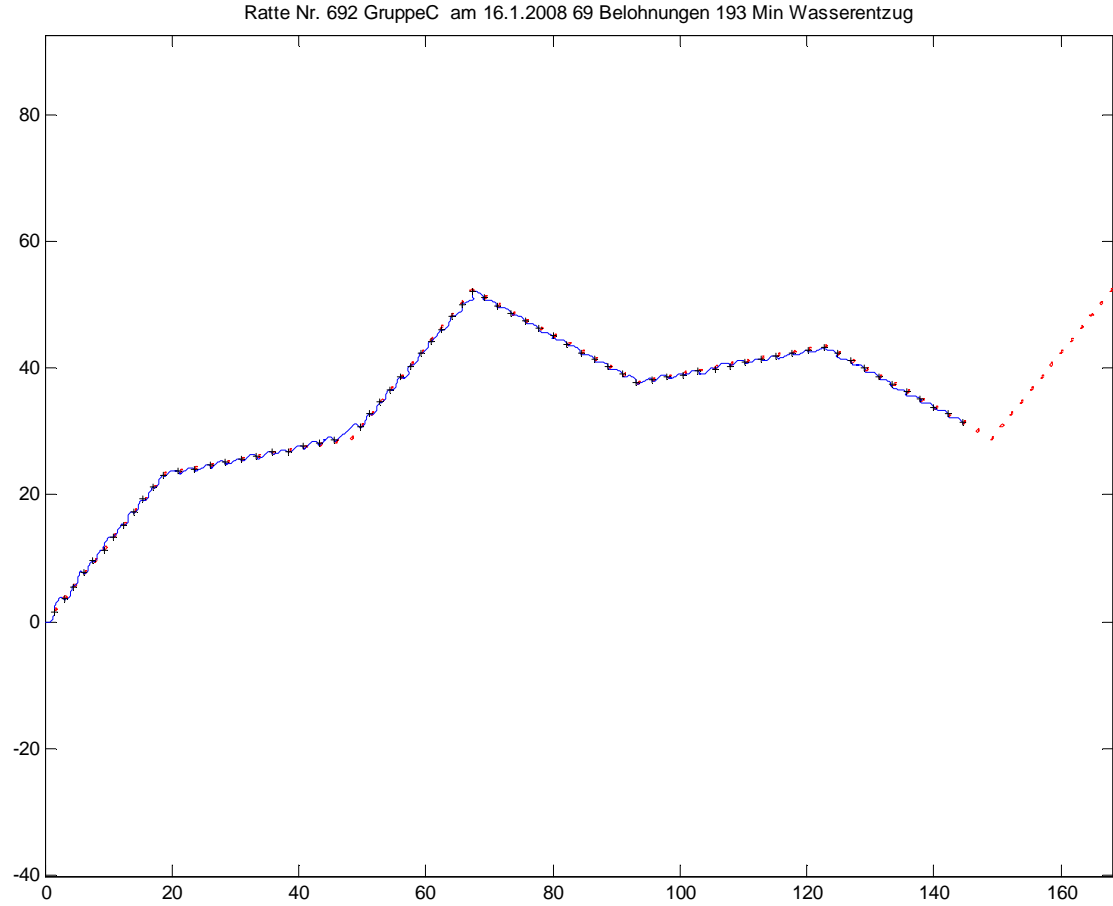
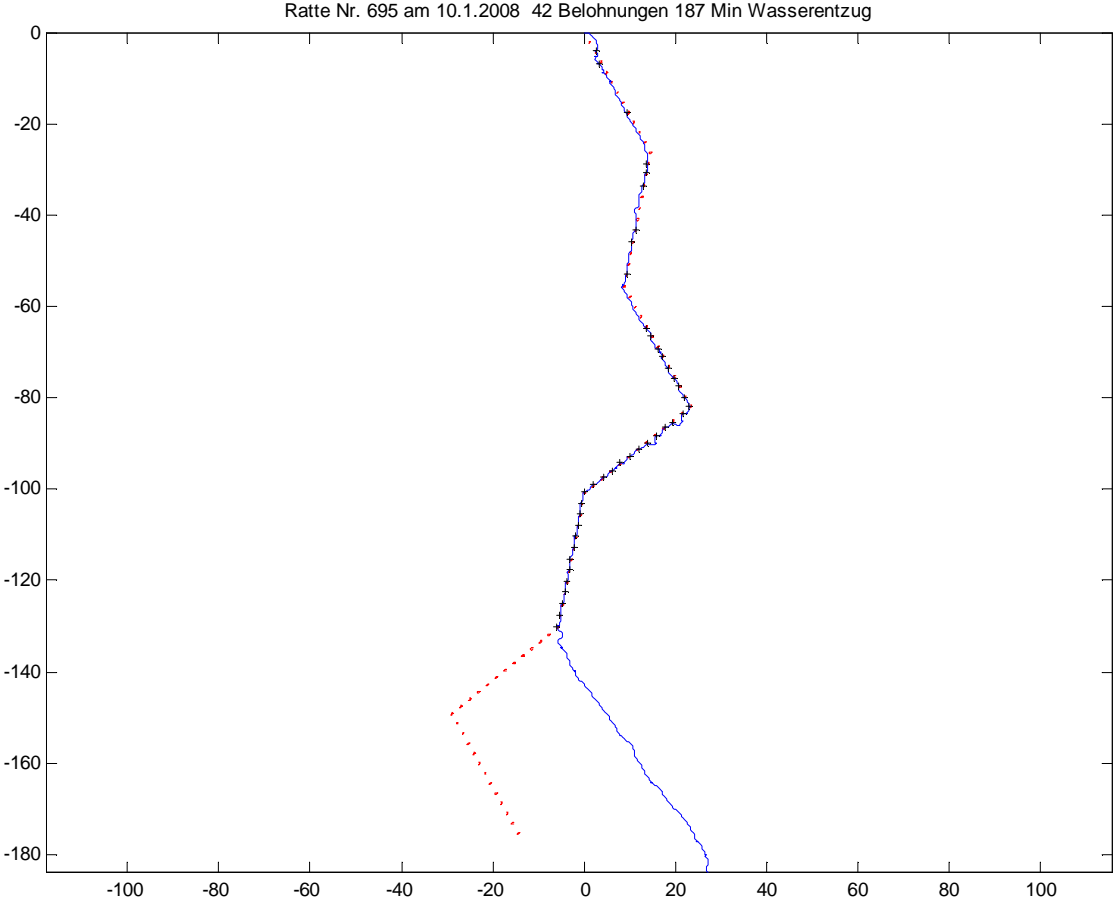
Olton D.S. & Samuelson R.J. (1976): Remembrance of places passed: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* (2), S. 97-116

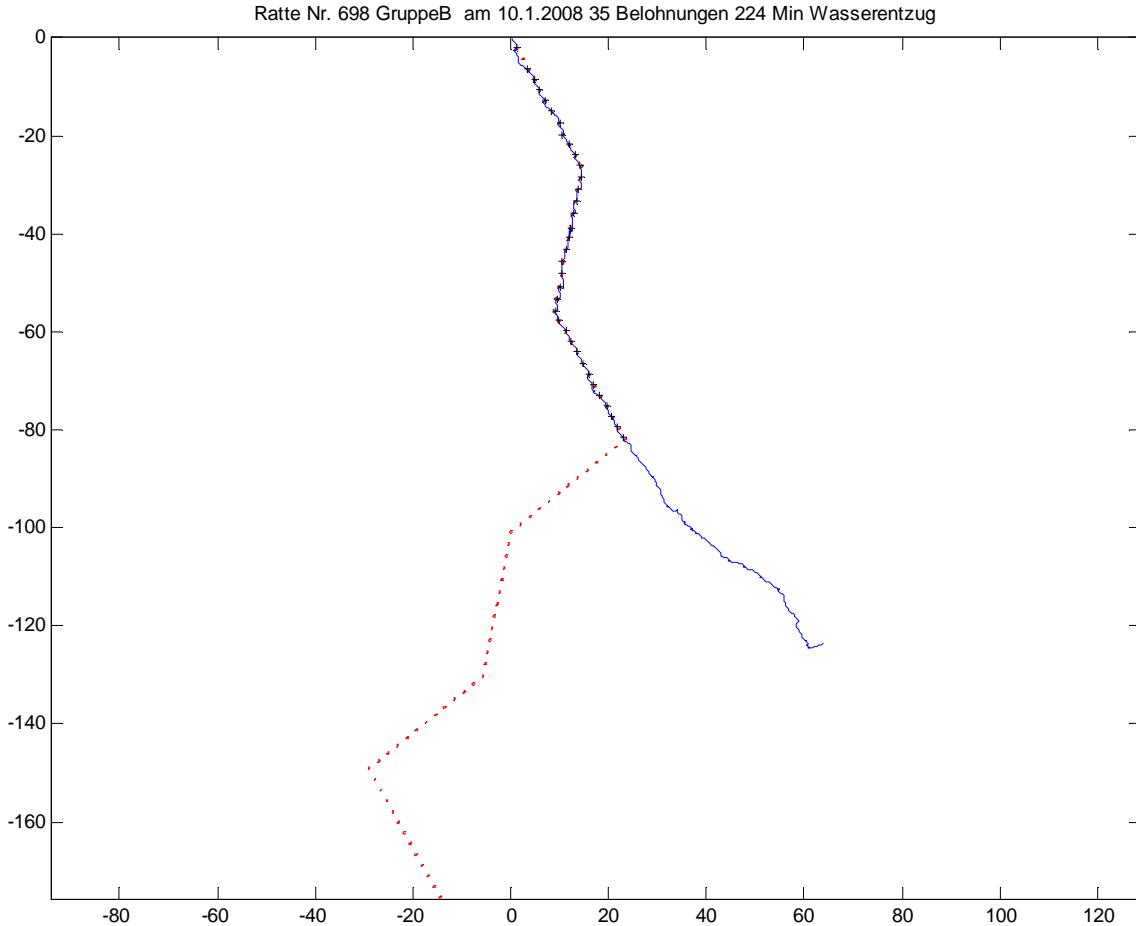
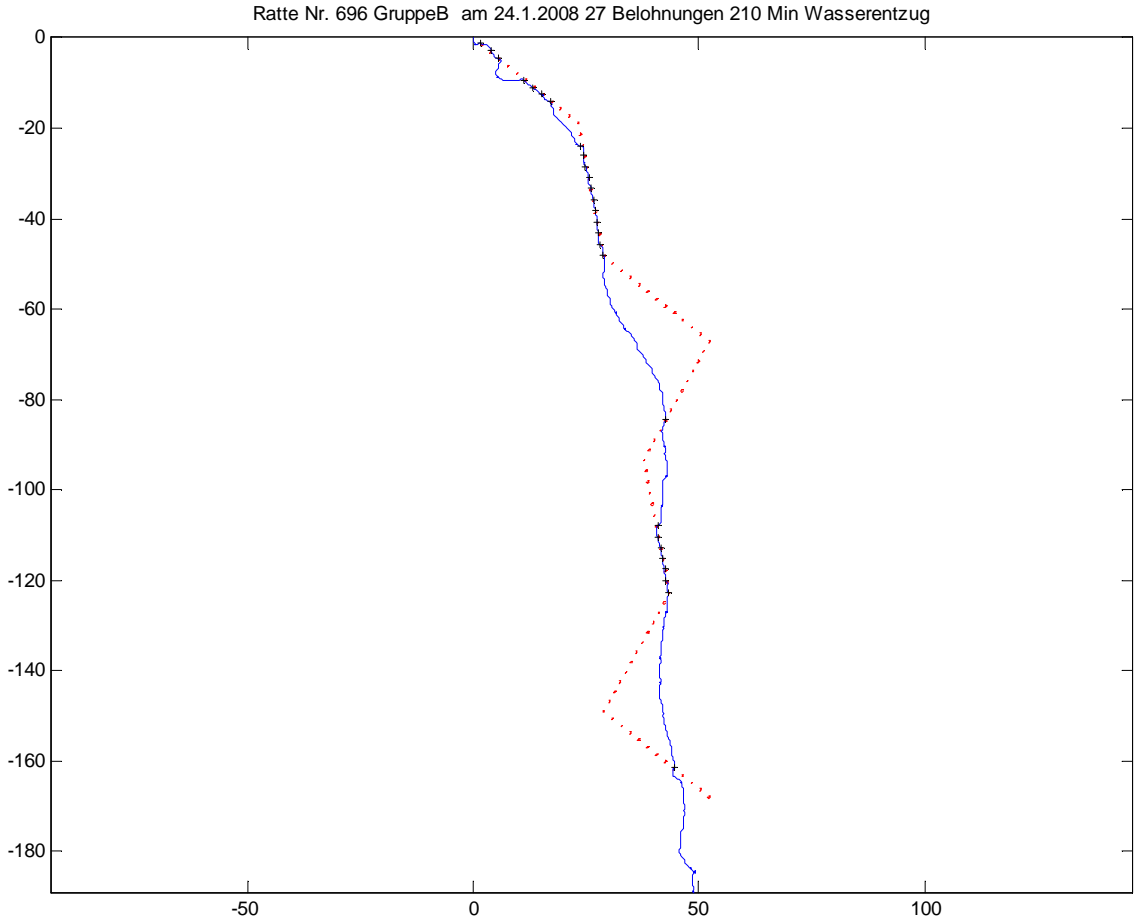
Pertaub D.P., Slater M. & Barker C. (2002): An experiment on public speaking anxiety in response to three different types of virtual audience. *Presence: Teleoperators & Virtual Environments* (11), S. 68-78

- Prusky G.T. & Douglas R.M. (2005): Vision, in: Whishaw, I.Q., Kolb, B. (Hrsg.): The Behavior of the Laboratory Rat: A Handbook with Tests, Oxford University Press 2005, Kapitel 36, S. 383-391
- Regler J.(2006): Objekterkennung und –unterscheidung bei der Ratte: Verhaltensversuche in einer virtuellen Umgebung. Diplomarbeit an der Fakultät für Biologie der Eberhard Karls Universität Tübingen
- Sanchez-Vives M.V. & Slater M. (2005): From presence to consciousness through virtual reality. *Nature Reviews Neuroscience* (6), S. 332-339
- Simpson E.L. & Gaffan E.A. (1999): Scene and object vision in rats. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* (52B), S. 1-29
- Slater M. & Steed A. (2000): A virtual presence counter. *Presence: Teleoperators & Virtual Environments* (9), S. 413-434
- Slotnick B.S., Schellinck H. & Brown R. (2005): Olfaction, in: Whishaw, I.Q., Kolb, B. (Hrsg.): The Behavior of the Laboratory Rat: A Handbook with Tests, Oxford University Press 2005, Kapitel 9, S. 90-104
- Timischl W. (2000): Biostatistik. Eine Einführung für Biologen und Mediziner. Zweite, neu bearbeitete Auflage. Springer, Wien
- Tolman, E. C.: Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review* 55, 1948: S.189-208
- Trullier O., Wiener S.I., Berthoz A. & Meyer J.-A. (1997): Biologically based artificial navigation systems: Review and prospects. *Progress in Neurobiology* (51), S. 483-544
- Walker D.L. & Davis M.: Anxiogenic Effects of High Illumination Levels Assessed with the Acoustic Startle Response in Rats. *Biol. Psychiat.* 1997;42: S.461-471
- Warren W.H., Kay B.A., Zosh W.D., Duchon A.P. & Sahuc S. (2001) Optic flow is used to control human walking, *Nature neuroscience* (4): 213-216.
- Winter Y., von Merten S. & Kleindienst H.-U. (2005): Visual landmark orientation by flying bats at a large-scale touch and walk screen for bats, birds and rodents. *Journal of Neuroscience Methods* (141), S. 283-290

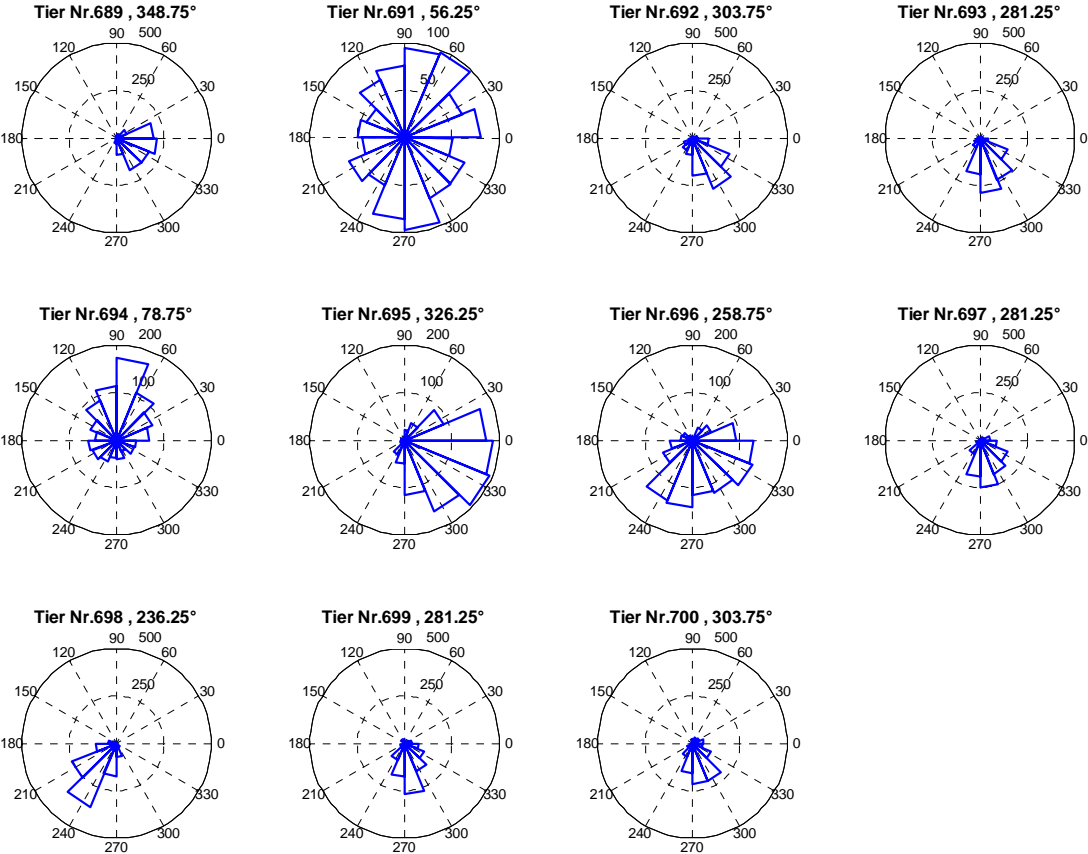
Anhang A) Beispiele für Laufspuren

Verschiedene Tiere. Rote Kreise: Säulenstandorte, blaue Linie: Laufspur, +: Getroffene Säule
Koordinatenachsen: X- und Y-Koordinaten in Metern

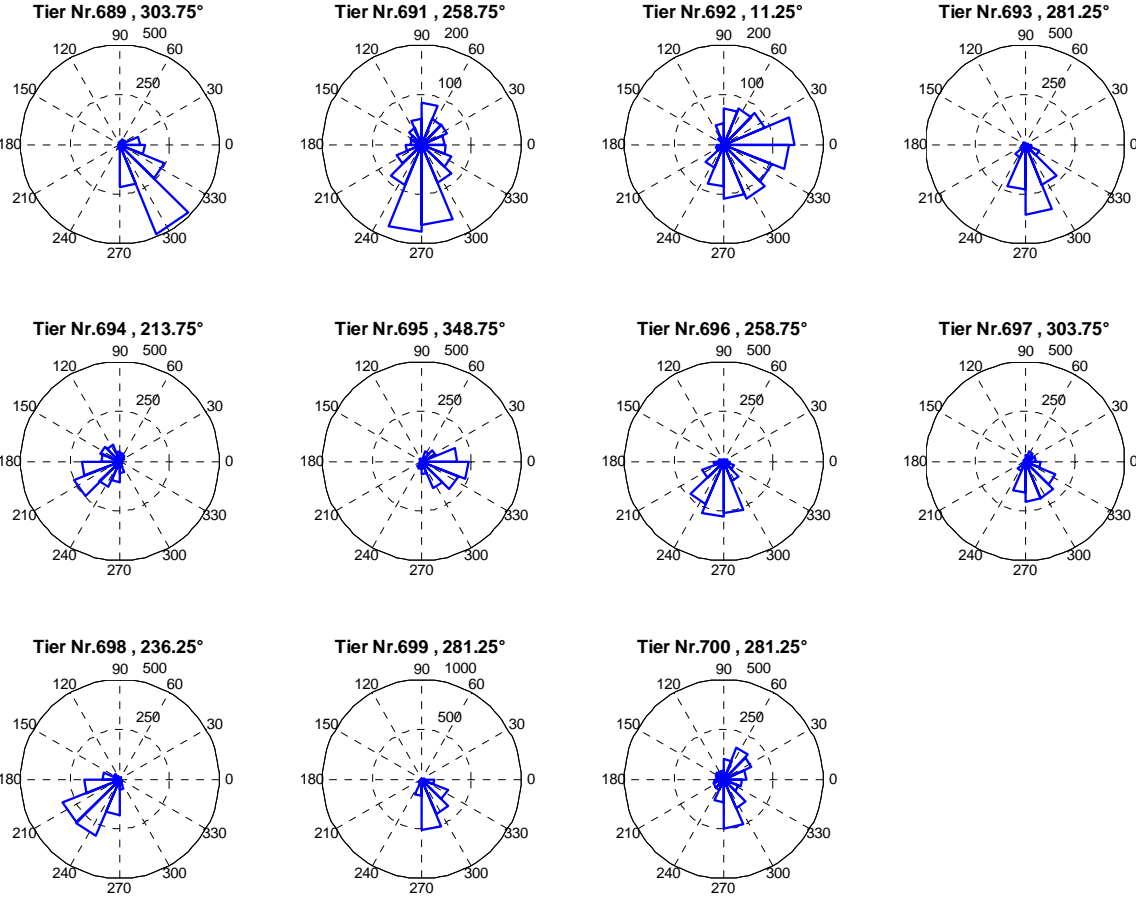




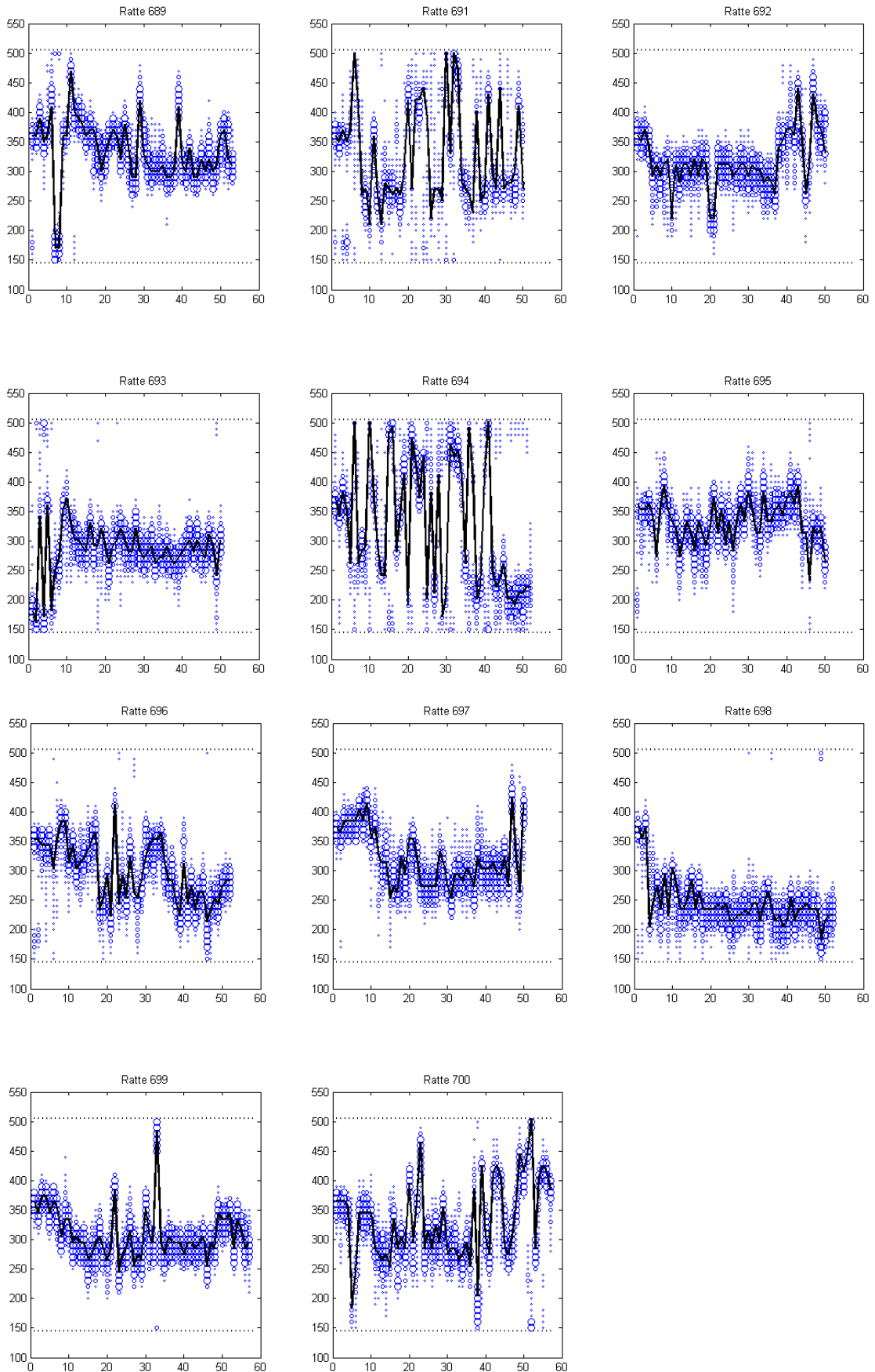
Versuch 3



Versuch 4



Anhang C) Verteilungsplots



Anhang D) Daten-CD (beiliegend)

Erklärung:

Hiermit bestätige ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig und ausschließlich unter Verwendung der angegebenen Quellen und Hilfsmittel angefertigt habe.

Würzburg, den

(Thomas Ullrich)

Danksagung

Es gibt sehr viel Grund, Danke zu sagen.

Zunächst Herrn Professor Mallot, dafür, dass ich an seinem Lehrstuhl für Kognitive Neurowissenschaft meine Diplomarbeit anfertigen konnte und Herrn Professor Heisenberg, dass er bereit war, das Koreferat zu übernehmen.

Sodann besonders Johannes Thiele, für viel, viel Unterstützung, Anleitung im Programmieren in Matlab und für seine C++-Programme, für viel zu Lachen und viel Anstrengung und jede Menge gutes Zureden, dass sich aus dem Datenwust eines dreiviertel Jahres doch noch etwas Sinn extrahieren lässt. Hans-Jürgen Dahmen für die Erfindung und seine Hilfe bei Reparatur und Verwendung der Rattenkugel. Alex fürs Korrekturlesen, und allen anderen Leuten des Lehrstuhls für interessante Mensaunterhaltungen und das Training am Tischkicker. Es war eine tolle Zeit in Tübingen, auch wenn die Ratten nicht so wollten, wie sie sollten (und wohl weiterhin nicht so recht wollen, die Biester!)

Meinen Eltern, einfach für alles, da es sich schwer formulieren ließe, was das alles ist.

Vor allem aber meiner Freundin Tanja, für viel Verständnis, ermunternde Worte und viel zuhören. Ohne dich hätte ich das so nicht überstanden.